

P 260 A (2<sup>me</sup> éd)

# BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION A

zoologie

biologie et écologie

animales

4<sup>e</sup> SERIE T. 7 1985 N° 4

Octobre-Décembre 1985





# BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur E. R. BRYGOO

## Section A : ZOOLOGIE

Directeurs : Pr E. R. BRYGOO et M. VACHON.

Rédaction : P. DUPÉRIER.

Comité scientifique : R. C. ANDERSON (Guelph), M. L. BAUCHOT (Paris), J. CARAYON (Paris), A. CHABAUD (Paris), A. M. CLARK (London), Y. COINEAU (Paris), B. COLLETTE (Washington), J. DAGET (Paris), C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE (Paris), J. DORST (Paris), C. DUPUIS (Paris), N. HALLÉ (Paris), C. HEIP (Gent), R. KILlick-KENDRICK (Ascot), Y. LAISSUS (Paris), R. LAURENT (Tucuman), C. LÉVI (Paris), H. W. LEVI (Cambridge, USA), C. MONNIOT (Paris), G. PASTEUR (Montpellier), R. PAULIAN (Ste Foy-la-Grande), P. PESSON (Paris), J. VACELET (Marseille), A. WAREN (Göteborg), P. WHITEHEAD (London).

Un Comité de lecture examine tous les manuscrits reçus et nomme des rapporteurs.

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des articles portant sur d'autres aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La 1<sup>e</sup> série (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en fascicules regroupant divers articles.

La 2<sup>e</sup> série (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La 3<sup>e</sup> série (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (n°s 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, n°s 1 à 356 ; Sciences de la Terre, n°s 1 à 70 ; Botanique, n°s 1 à 35 ; Écologie générale, n°s 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, n°s 1 à 19.

La 4<sup>e</sup> série débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie (fusionnée à partir de 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

S'adresser :

- pour les échanges, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43-31-71-24 ; 43-31-95-60.
- pour les abonnements et achats au numéro, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43-31-71-24 ; 43-31-95-60. C.C.P. Paris 9062-62.
- pour tout ce qui concerne la rédaction, au Secrétariat du Bulletin, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 45-87-19-17.

Abonnements pour l'année 1985 (Prix h.t.)

ABONNEMENT GÉNÉRAL : 1260 F.

SECTION A : Zoologie, biologie et écologie animales : 780 F.

SECTION B : Botanique, *Adansonia* : 360 F.

SECTION C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 250 F.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE  
4<sup>e</sup> série, 7, 1985, section A (Zoologie, Biologie et Écologie animales), n° 4

SOMMAIRE — CONTENTS

J. P. CUIF, A. DENIS et M. P. TRICLOT. — Ultrastructure de la couche externe du test d'un Veneracea : <i>Dosinia ponderosa</i> (Gray, 1838) (Mollusque, Lamelli-branche). ....	741
<i>Ultrastructure of the outer layer of Veneracea shell : Dosinia ponderosa (Gray, 1838) (Mollusca, Bivalvia).</i>	
I. BEVERIDGE. — <i>Macropostrongylus</i> Yorke & Maplestone, 1926 (Nematoda, Strongyloidea) from macropolid Marsupials.....	761
<i>Espèces de Macropostrongylus Yorke &amp; Maplestone, 1926 (Nematoda, Strongyloidea) parasites de Marsupiaux macropodidés.</i>	
I. BEVERIDGE. — A redescription of <i>Echinocephalus uncinatus</i> Molin, 1858 (Nematoda, Gnathostomoidea) from European rays, <i>Dasyatis pastinaca</i> (Linnaeus, 1758). ....	781
<i>Redescription d'Echinocephalus uncinatus Molin, 1858 (Nematoda, Gnathostomoidea) parasite de la raie européenne Dasyatis pastinaca (Linnaeus, 1758).</i>	
C. A. SUTTON y M. C. DURETTE-DESSET. — Contribucion al conocimiento de la fauna parasitologica argentina. XIV. Presencia de <i>Lamanema chavezii</i> Becklund, 1963 (Nematoda, Molineidae, Nematodirinae) parasito de camelidos en <i>Lagidium viscacia boxi</i> . ....	791
<i>Contribution à la connaissance de la faune parasitologique argentine. XIV. Présence de Lamanema chavezii Becklund, 1963 (Nematoda, Molineidae, Nematodirinae) parasite de Camelidés chez Lagidium viscacia boxi.</i>	
<i>Contribution to the knowledge of the parasitological fauna of Argentina. XIV. Presence of Lamanema chavezii Becklund, 1963 (Nematoda, Molineidae, Nematodirinae) parasite of Camelidae in Lagidium viscacia boxi.</i>	
J. M. DEMANGE. — Myriapodes de la Cordillère de Merida (Vénézuela) (Diplopoda, Chilopoda) récoltés par le Pr M. Lamotte.....	795
<i>Myriapoda of the Cordillera of Merida (Venezuela) (Diplopoda, Chilopoda) collected by Pr M. Lamotte.</i>	
D. GUINOT. — Une nouvelle espèce du genre <i>Trachycarcinus</i> , <i>T. crosnieri</i> sp. nov., de Madagascar (Crustacea Decapoda Brachyura).....	805
<i>A new species of the genus Trachycarcinus, T. crosnieri sp. nov., from Madagascar (Crustacea Decapoda Brachyura).</i>	



- J. BOCQUET-VÉDRINE. — Redescription de la forme cryptoniscienne du Crustacé Isopode *Crinoniscus equitans* Pérez..... 819  
*Redescription of the cryptoniscium of the Crustacea Isopod Crinoniscus equitans Pérez.*
- A. CROSNIER. — Crevettes pénéides d'eau profonde récoltées dans l'océan Indien lors des campagnes BENTHEDI, SAFARI I et II, MD 32/RÉUNION..... 839  
*Deep-sea Penaeid shrimps collected in the Indian ocean at the time of cruises BENTHEDI, SAFARI I et II, MD 32/REUNION.*
- C. DENYS. — Nouveaux critères de reconnaissance des concentrations de microvertébrés d'après l'étude des pelotes de chouettes du Botswana (Afrique australe).... 879  
*New recognition criteria of microvertebrates concentrations after Botswana (South Africa) owl pellets study.*

## **Ultrastructure de la couche externe du test d'un Veneracea : *Dosinia ponderosa* (Gray, 1838) (Mollusque, Lamellibranche)**

par Jean-Pierre CUIF, Alain DENIS et Marie-Pierre TRICLOT

**Résumé.** — L'analyse microstructurale du test des Veneridae a conduit plusieurs auteurs à reconnaître dans cette famille une dualité d'organisation de la couche externe, et à suggérer, de ce fait, l'existence d'une divergence évolutive. Le genre *Dosinia* fait partie de ces formes que leur couche externe (prismatique composite) permettrait de distinguer de la majorité des autres Veneridae. Les observations présentées ci-dessous, concernant *D. ponderosa*, permettent d'établir que la couche externe de cette espèce est bien du type lamellaire-croisé, et la confrontation des résultats obtenus avec les documents présentés antérieurement pour une autre espèce (*D. japonica*) indique que la couche externe de cette dernière est du même type. Ces observations qui contribuent à une meilleure appréciation de la valeur relative des critères anatomiques et microstructuraux sont complétées par la mise en évidence des composants minéraux élémentaires dans les unités de troisième ordre du tissu lamellaire croisé.

**Abstract.** — Microstructural analysis of Veneridae test has enabled several authors to recognise, in this family, two possible structurations within the outer layer, and thus to suggest the possibility of an evolutive divergence. *Dosinia* belongs to those forms whose outer layer (composite prismatic) is distinct with respect to that of most other Veneridae. The following observations concerning *D. ponderosa* demonstrate that the outer layer of the test in this species is of crossed-lamellar type. Comparison of these results with published data relative to another species (*D. japonica*) indicates that the outer layer of this latter species is very comparable to that of *D. ponderosa*. These observations, which enable a better appreciation of the relative values of the microstructural and anatomical interiors, are completed by description of the elementary mineral components within the third order units of the cross-lamellar tissue.

J. P. CUIF, A. DENIS et M. P. TRICLOT, Laboratoire de Pétrologie sédimentaire et Paléontologie. Bât. 504, Université Paris XI-Orsay, 91405 Orsay.

### **INTRODUCTION**

L'analyse des recherches visant à employer les caractéristiques structurales des tests comme critères taxonomiques fournit, à propos de la famille des Vénéridés, un exemple typique de la nécessité d'une meilleure adéquation entre l'échelle des structures prises en compte et les techniques utilisées.

Dans les conceptions actuelles, en effet, à la suite des recherches de BOGGILD (1930), KOBAYASHI (1966) et TAYLOR *et al.* (1969), il est admis que deux types microstructuraux différents peuvent être présents dans la couche externe du test de ces Lamellibranches : le type

lamellaire croisé (le plus répandu), et le type prismatique composite identifié par exemple chez *Dosinia ponderosa* par TAYLOR *et al.*, et chez *Dosinia japonica* par KOBAYASHI.

D'un point de vue phylogénétique, cet état de choses contribuerait évidemment à séparer deux ensembles nettement distincts dans la famille des Vénéridés, conclusion que ne manque pas d'avancer KOBAYASHI à la fin de son analyse.

La confrontation des nouvelles données recueillies sur *Dosinia ponderosa* elle-même et des documents produits par KOBAYASHI pour *D. japonica*, avec les classiques prismes composites des Nucules aboutit à démontrer que chez les deux Vénéridés en question l'interprétation de la couche externe comme « prismatique composite » ne peut être maintenue. L'homogénéité des modalités de biominéralisation chez les Vénéridés pourrait donc être supérieure à celle qu'indiquent les schémas actuels, ce qui serait évidemment d'un grand intérêt pour l'appréciation de la valeur taxonomique des critères microstructuraux par rapport à celle des données anatomiques.

Les moyens mis en œuvre au cours de cette recherche ont, en outre, permis d'apporter aux schémas classiques concernant la structure lamellaire croisée un complément d'informations relatives à la disposition des composants minéraux élémentaires. Les unités d'ordre inférieur reconnues jusqu'ici (troisième ordre distingué par KOBAYASHI, 1964) peuvent elles-mêmes être dissociées en éléments distincts, dont la taille (fraction de micron) est du même ordre de grandeur que celle qui a été relevée chez d'autres types structuraux de Lamellibranches.

En permettant d'accéder à un niveau d'analyse plus proche des processus de biominéralisation, ce genre d'observation permet donc d'éviter les confusions dues à des analogies de dispositions géométriques, en même temps qu'il fournit les bases d'une meilleure appréciation des affinités entre types microstructuraux voisins.

## I. PRISMES COMPOSITES ET STRUCTURES LAMELLAIRES CROISÉES

### A. — DONNÉES GÉNÉRALES

Dans les divers systèmes proposés pour la classification des structures du test chez les Lamellibranches, le type « prismatique » réunit des composants aux caractéristiques géométriques assez simples. Il s'agit le plus souvent de grands éléments (plusieurs dizaines de microns), à sections polygonales, allongés selon une direction perpendiculaire à la surface externe du test.

Cependant, certaines structures également appelées prismatiques s'écartent de ce schéma architectural : dans ce cas, l'allongement des composants microstructuraux est parallèle à la surface de la valve. Les couches externes, dans lesquelles la direction de croissance des unités microstructurales est donc également celle du test lui-même, sont dites alors prismatiques « composites », car les observations ont mis en évidence (*cf. ci-dessous*) une organisation à l'intérieur de ces unités structurales elles-mêmes.

Pour BØGGILD (1930), le caractère composite des prismes appartenant à ce groupe est dû à ce que chaque élément majeur (ou de premier ordre) comporte des structures de

second ordre nettement individualisées du point de vue cristallographique. En lumière polarisée, le comportement optique des prismes majeurs n'est donc plus monocristallin, caractéristique qui est au contraire bien apparente chez les prismes dits simples. Les descriptions de MCCLINTOCK (1967) et celles de TAYLOR *et al.* (1969) ne modifient pas beaucoup le schéma présenté par BØGGILD, mais le diagramme particulièrement clair présenté par TAYLOR *et al.* pour *Nucula placentina*, fondé sur des observations au microscope à balayage, constitue un schéma précis susceptible de servir de référence (fig. 1 b).

On peut y observer des éléments majeurs à section quadrangulaire, parfaitement joints, allongés dans le sens de la croissance du test et formant sa couche externe. Ils sont enveloppés par une gaine organique qui les individualise nettement, et composés d'un assemblage d'unités de second ordre divergeant à partir de l'axe central. Ces éléments de second ordre, également pourvus d'une enveloppe organique selon TAYLOR, mesurent environ 1  $\mu\text{m}$  dans la région axiale des prismes majeurs, et peuvent atteindre 5 à 6  $\mu\text{m}$  à leur extrémité distale, à la périphérie des prismes de premier ordre.

#### REMARQUE

Ces observations relatives à l'organisation de la phase minérale, et au comportement optique qui en résulte, complètent la distinction entre prismes simples et composites, fondée en premier lieu sur une simple disposition géométrique. L'introduction de ce second critère est une bonne illustration des difficultés que suscite un mode de définition des types microstructuraux procédant par subdivision de catégories fondées initialement sur la géométrie des composants majeurs.

En introduisant une donnée (comportement optique), qui se rapporte en fait à l'organisation ultrastructurale (puisque résulte de l'arrangement des composants minéraux élémentaires), on mêle des observations relatives à deux échelles d'analyse sans préciser leurs importances respectives. On constate alors que chez certains prismes à direction de croissance perpendiculaire à la surface du test (définition morphologique des prismes simples), on trouve également des cas où le comportement optique n'est plus monocristallin. La contradiction qui résulte de la superposition de ces types d'observation nécessite la création d'un terme nouveau : prisme « complexe » (ceux des *Unio* par exemple).

L'utilisation de cette méthode de définition des types de minéralisation par subdivision de catégories fondées sur des dispositions générales, qui pourraient fort bien n'être que des convergences, n'est peut-être pas étrangère aux difficultés rencontrées lorsque l'on cherche la correspondance entre les groupes ainsi formés et les taxons qui résultent des analyses anatomiques.

Cette éventualité est d'autant plus vraisemblable que l'opposition entre la simplicité des prismes de la première catégorie et la complexité des prismes composites est très certainement inexacte. Les prismes dits simples peuvent présenter une organisation interne très différenciée que les recherches ultrastructurales parviennent maintenant à mettre en évidence (ex., BEN MLIH, 1983). A l'inverse du cas des *Unio* évoqué ci-dessus, les prismes des Trigones ont, en effet, un comportement optique monocristallin, mais tout en répondant simultanément aux critères morphologiques et cristallographiques des prismes simples, possèdent un axe central et un cortex périphérique subdivisé en sous-unités morphologiques nettement individualisées. Seule, la cohérence cristallographique des composants minéraux élémentaires

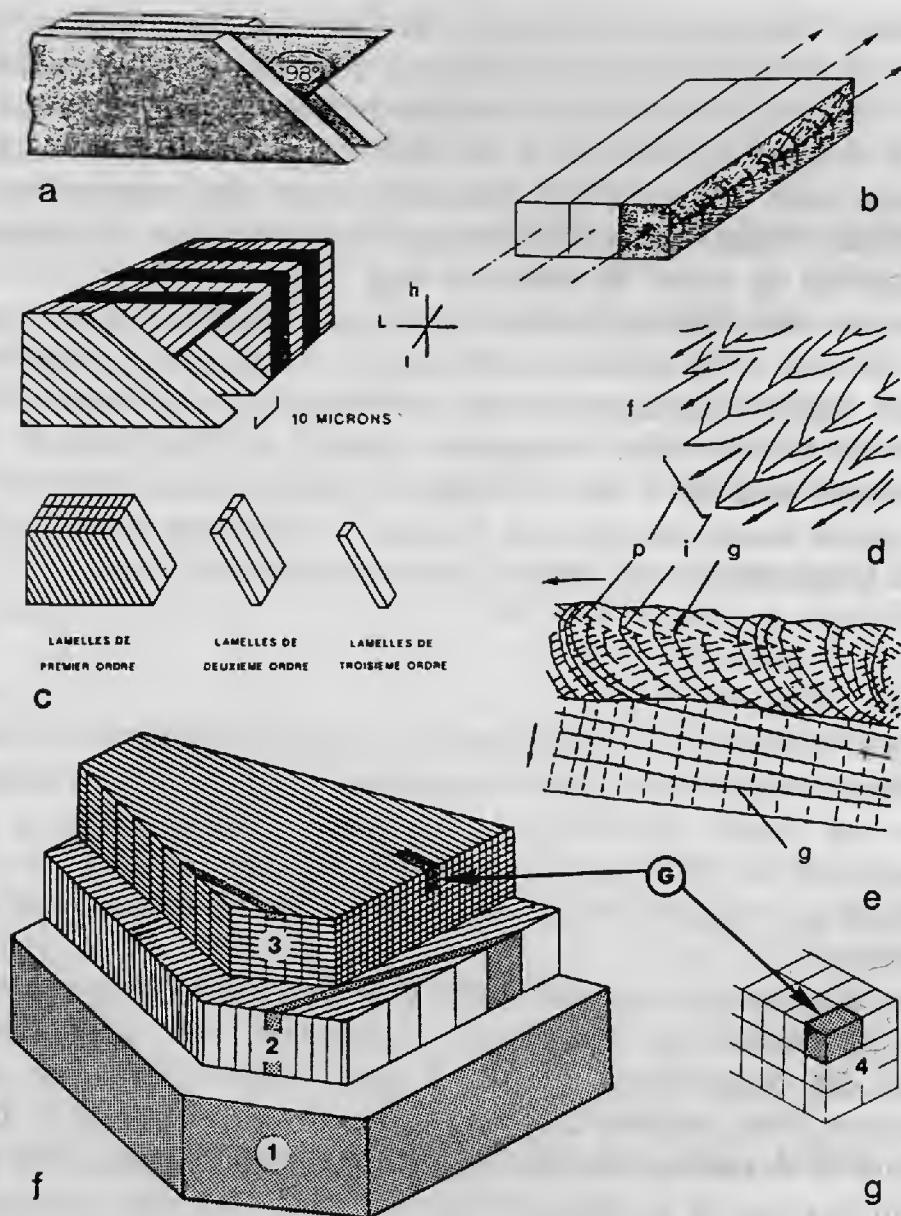


FIG. 1. — a, Schéma de la structure lamellaire croisée selon BØGGILD (deux ordres seulement sont distingués) ; b, schéma de la structure prismatique composite selon TAYLOR *et al.*, à partir de *Nucula placentina* ; c, schéma de la structure lamellaire croisée selon WISE, d'après MCCLINTOCK (les lamelles de second ordre de BØGGILD sont partagées longitudinalement en unités de troisième ordre) ; d-e, schéma de la microstructure de la couche externe chez *Dosinia japonica* selon KOBAYASHI (disposition des fibres et des axes des « prismes composites ») ; f-g, bloc diagramme de la structure lamellaire croisée de la couche externe de *Dosinia ponderosa* (les unités de troisième ordre sont formées par des composants élémentaires beaucoup plus petits, schématisés en 1 g ; comparer avec les figures 3 à 5, pl. IV).

à l'intérieur des divers secteurs d'un même prisme (donnée ultrastructurale) lui donne son apparente simplicité.

Quoi qu'il en soit, à l'heure actuelle, ce sont encore les modes de subdivisions habituels qui fondent les conceptions de TAYLOR *et al.* (1969), KOBAYASHI (1980), UOZUMI et SUZUKI (1981), ces derniers faisant le plus grand usage, cependant, des caractéristiques ultrastructurales.

A l'opposé de cette situation relativement confuse concernant les types microstructuraux prismatiques, le tissu lamellaire croisé a fait l'objet d'une série d'analyses dont la pré-

cision progressivement croissante aboutit à un schéma très généralement admis et relativement homogène, au moins dans sa représentation actuelle (MCCLINTOCK, 1967 ; WISE, 1971).

On sait que BØGGILD (1930), qui est à l'origine de la première représentation synthétique basée sur un nombre important d'observations, ne distinguait que deux niveaux d'organisation dans ce type microstructural :

— une subdivision de premier ordre, formée de couches parallèles dont les limites correspondaient à un changement d'organisation nettement apparent ;

— des unités de second ordre, lamelles jointives, d'orientation alternant d'une couche de premier ordre à l'autre, et dont la hauteur détermine l'épaisseur de ces unités principales.

Rapidement, ces unités de second ordre devaient elles-mêmes se trouver subdivisées selon le même principe, en unités ayant le même allongement qu'elles, superposées et jointives (*cf.* couche n° 3 du schéma de la figure 1 f).

Cette représentation réunit l'accord de nombreux auteurs successifs dont, particulièrement, ceux qui sont impliqués dans l'étude des formes faisant l'objet des observations qui vont suivre : TAYLOR *et al.* (1969), MCCLINTOCK (1967), KOBAYASHI (1966) et KOIKE (1980).

Ce sont donc ces deux schémas structuraux très distincts, correspondant à des modalités de fonctionnement extrêmement différentes de la part de l'épithélium palléal, qui semblent s'être développées chez les Veneracea.

#### B. — LES PRISMES COMPOSITES DE *Dosinia japonica* : COMPARAISON AVEC LA STRUCTURE DE RÉFÉRENCE

Les documents fournis par KOBAYASHI (1966) sur la structure prismatique composite de *Dosinia japonica* permettent en premier lieu une étude de l'organisation générale de cette couche externe et une discussion de ses affinités avec celle de la structure prismatique de référence, telle qu'elle est définie chez la Nucule.

Les deux schémas et la planche photographique fournis par KOBAYASHI montrent qu'il conçoit la couche externe de *Dosinia japonica* comme un assemblage de prismes organisés en système divergent autour d'un axe médian parallèle à la surface de la valve. Cet axe virtuel est bien apparent en coupe radiaire (fig. 1 d, reprise de KOBAYASHI).

Pour KOBAYASHI, ce sont les unités composant ce système divergent qui sont définies comme les « prismes composites ». Elles mesurent 12 à 15  $\mu\text{m}$  en section transversale, et sont séparées par des zones dites « interprismatiques » d'environ 5  $\mu\text{m}$  de largeur, beaucoup plus opaques en lumière transmise (pl. III, 1 a et 1 b, reprises de KOBAYASHI, 1968).

Le principal caractère déterminant l'attribution de ces unités en système prismatique composite réside dans leur organisation interne, schématisée par la figure 1 d. Les unités observées dans le système divergent de la couche externe de *Dosinia* paraissent, en effet, édifiées par des éléments d'ordre inférieur, d'une largeur de 0,2 à 0,4  $\mu\text{m}$  en disposition divergente à partir d'un axe situé dans la région médiane de chaque « prisme composite » (*cf.* schéma de la fig. 1 e, également repris de KOBAYASHI).

#### COMMENTAIRE

Si l'on se borne à une comparaison globale des dispositions générales relevées chez la Nucule et la *Dosinia*, les sections radiales de la couche externe, fournies par TAYLOR *et al.* et KOBAYASHI respectivement, présentent une relative similitude : les structures divergent à partir d'une ligne située dans la partie moyenne de cette couche.

Mais cet aspect, évidemment en rapport avec la courbure de la surface de croissance à la bordure distale de l'épithélium palléal, ne doit pas masquer les différences déjà apparentes dans les documents fournis par les deux auteurs. Les unités divergentes sont les fibres édifiant les prismes composites de la Nucule, tandis que, dans l'interprétation de KOBAYASHI pour *Dosinia*, ce sont les prismes composites eux-mêmes. Là encore, pour une comparaison correcte, la notion d'échelle d'analyse et l'ordre de grandeur des structures prises en compte apparaissent essentiels.

Si l'on cherche à évaluer de façon plus précise la similitude des deux types microstructuraux, l'insuffisance des données actuelles apparaît rapidement. En particulier, pour la *Dosinia*, les caractéristiques des composants minéraux élémentaires sont peu précises sur le plan des dimensions, et ne semblent avoir aucun rapport avec les éléments correspondants des Nucules. Quant à leur disposition, le modèle qu'on peut concevoir est rendu très conjectural par l'absence de diagramme tridimensionnel comparable à celui que fournit TAYLOR *et al.* (1969).

## II. DESCRIPTION MICROSTRUCTURALE DE LA COUCHE EXTERNE DU TEST DE *DOSINIA PONDEROSA* (GRAY, 1838)

### A. — MATÉRIEL ET MÉTHODE

Les *Dosinia* faisant l'objet de cette étude ont été récoltées en Basse Californie, dans le cadre d'une recherche visant à utiliser les données d'ordre géochimique provenant de spécimens enfouis dans les terrasses marines pléistocènes formant la côte de cette région (ORT-LIEB et TRICLOT, 1984).

L'analyse microstructurale des spécimens provenant des faunes actuelles peuplant encore les côtes de cette région (pl. I, 1 et 2) a été réalisée à titre de référence. C'est au cours de ce travail que les caractéristiques de la couche externe ont été mises en évidence, permettant un réexamen des interprétations de KOBAYASHI (1966), qui portaient sur *Dosinia japonica*.

Outre les observations en lames minces et l'examen au M.E.B. de surfaces de fracture orientées, nous avons cherché à préciser les observations portant sur les composants minéraux élémentaires en réalisant les deux types de préparation maintenant habituels :

— essais d'élimination de la phase organique par séjour de fragments de test dans des solutions enzymatiques, dans des conditions de pH favorables à la bonne conservation des structures carbonatées ; l'enzyme utilisée est la Pronase (réf. P. 5147) de Sigma, comportant 15 % d'acétate de Ca, à la concentration de 1 mg/ml, 3 heures, température 37°C, pH 7,4 ;

— observations de surfaces polies décalcifiées selon la technique mise au point par H. MUTVEI (1977), avec une solution de glutaraldéhyde et d'acide acétique/bleu alcyan (100 ml de glutaraldéhyde à 12 % + 1 ml d'acide acétique à 1 % + 0,5 g de bleu alcyan dans 100 ml d'éthanol).

D'une façon générale, ces préparations différentielles (décalcification ou protéolyse) ont donné des résultats nettement moins apparents que ceux qui ont été précédemment obtenus sur des prismes dits simples. L'action des solutions protéolytiques, en particulier, ne peut s'observer qu'à des niveaux de grandissement très élevés. Cette constatation s'interprète facilement en fonction des résultats de l'analyse microstructurale qui établit que la couche externe des *Dosinia* est, en fait, constituée de tissu lamellaire croisé, formation dont les analyses antérieures ont montré la très faible teneur en matériel organique associé.

#### B. — LES NIVEAUX SUCCESSIFS D'OBSERVATION DES STRUCTURES SQUELETTIQUES CHEZ *Dosinia ponderosa*

Les positions successives du bord de croissance de la couche externe, fortement convexe vers l'avant chez cette espèce, sont nettement visibles sur toute la longueur des sections radiales, sous formes de zones semi-circulaires emboîtées, très opaques en lumière transmise (pl. I, 3 et 4). Cette zonation de croissance correspond à des variations de concentration du matériel organique (ou à la nature de celui-ci), et devient extrêmement visible, chez les formes anciennes, par examen en fluorescence U.V. (pl. I, 5).

##### a — Unités de premier et de second ordre

Les directions structurales relatives à la phase minérale sont globalement perpendiculaires à cette zonation de croissance. Elles s'organisent donc à partir d'une zone médiane parallèle à la surface de la coquille, sensiblement à mi-épaisseur de la couche externe. Les composants, immédiatement observables (unités de premier ordre), paraissent issus de cette région médiane, de façon symétrique (pl. I, 6 et 7), selon une disposition analogue à celle des fibres des prismes composites.

Ces unités de premier ordre sont très aisément observables au microscope polarisant, où leur extinction roulante démontre leur structure complexe, et au microscope à balayage, où il apparaît rapidement que les éléments d'ordre inférieur qui les composent sont orientés de façon très régulièrement alternante dans deux unités de premier ordre successives (pl. II, 1 et 2).

Dans les surfaces de fracture radiales, on observera ainsi le plus souvent des unités de premier ordre formées de lamelles dont l'allongement est dans le plan de la surface d'observation, tandis que l'unité de premier ordre précédente, et la suivante, débouchent dans ce plan sous un angle très prononcé (pl. II, 3 et 4).

Cette disposition est typiquement celle du tissu lamellaire croisé simple, pour lequel de nombreux blocs diagrammes ont été fournis depuis longtemps.

A cette échelle d'observation (niveau des unités de deuxième ordre), l'accord entre ces divers schémas est satisfaisant, car nous nous trouvons encore dans les ordres de grandeur accessibles au microscope optique. En ce qui concerne l'exemple étudié ici, le schéma fourni

par MCCLINTOCK est tout à fait conforme (fig. 1 c). Par contre, la correspondance avec la disposition prismatique composite de référence (*Nucula*) est d'ores et déjà exclue, et il demeure seulement à examiner comment les documents présentés par KOBAYASHI (1966) à propos de *Dosinia japonica* peuvent être interprétés en fonction des nouvelles observations (cf. ci-dessous et pl. III, 1 à 6).

b — Unités de troisième ordre

L'observation des faces latérales et des sections transversales des lamelles de second ordre, particulièrement sur les spécimens ayant subi un traitement enzymatique, montre que ces unités microstructurales sont elles-mêmes le résultat d'un assemblage d'éléments correspondant à l'épaisseur des unités de second ordre. Elles sont, en effet, formées par un petit nombre d'éléments allongés (6 à 10), à section sensiblement rectangulaire, et disposés dans un plan.

Ces unités de troisième ordre sont étroitement jointives par leurs longueurs mais ces limites longitudinales sont loin d'être rectilignes : leur aspect est même parfois très irrégulier (pl. II, 5 et 6).

COMMENTAIRE

A ce niveau d'analyse, la comparaison avec les schémas fournis antérieurement par divers auteurs pour le tissu lamellaire croisé permet d'établir avec certitude que, jusqu'aux éléments de troisième ordre inclus, la couche externe des *Dosinia ponderosa* appartient bien à ce type microstructural.

Les progrès dans la connaissance de ce type histologique sont bien illustrés par la succession des trois schémas repris en figure 1.

BØGGILD (1930) ne distinguait que deux ordres, chaque couche étant formée par un empilement de lamelles dont les plans faisaient, entre couches voisines, un angle de 90 à 100°, en fait très variable selon les espèces (fig. 1 a).

Depuis KOBAYASHI (1964), la structure complexe des lamelles de second ordre est établie et tous les schémas ultérieurs ont à leur tour subdivisé ces éléments en baguettes jointives, dont l'allongement correspond à celui des lamelles de second ordre. MCCLINTOCK (1967) fournit à cet égard un schéma très clair (fig. 1 c).

Plus près de l'exemple étudié ici, un schéma concernant la couche externe de *Meretrix lusoria* (autre Vénéridé) a été établi par KOIKE (1980). Il correspond très exactement à la disposition qui vient d'être décrite chez *Dosinia ponderosa* aussi bien par la morphologie du bord de croissance, la position médiane de la ligne de divergence, que par les orientations des éléments composant les couches par rapport aux directions de croissance.

Jusqu'aux dimensions des composants de second ordre (hauteur des lamelles 5 µm), ce schéma peut être directement repris pour *D. ponderosa*.

CONCLUSION : Accord entre la microstructure du test et la position systématique de *Dosinia ponderosa*

Les observations de KOBAYASHI (1966, 1968), TAYLOR *et al.* (1969) et CARTER (1980) constituent les bases des schémas actuels selon lesquels la microstructure du test des Vener-

ce qui comporterait des variations importantes d'un taxon à l'autre, les *Dosinia* se situant en position marginale par rapport aux formes possédant une couche externe lamellaire croisée.

L'analyse réalisée ici rétablit sans ambiguïté la position normale de ces deux *Dosinia* et contribuera, dans la mesure où ces observations pourront être généralisées, à un meilleur accord entre les critères anatomiques et microstructuraux.

L'origine des interprétations antérieures peut être suggérée par la comparaison de sections tangentialles données par KOBAYASHI (à partir de lames minces figurées ici pl. III, 1 a et 1 b) avec certaines figures obtenues, dans ce même plan de section, au microscope à balayage. Lorsque le plan de section coupe les couches lamellaires croisées sous une certaine incidence, la régularité des alternances d'orientation entre les lamelles de second ordre suggère l'existence d'axes longitudinaux parallèles, de part et d'autre desquels divergent des fibres de façon relativement symétrique (pl. III, 2, 3 et 4).

Nous avons vu que ces « fibres » sont en réalité des sections de lamelles de second ordre. Le caractère exceptionnel de la disposition symétrique des groupes de lamelles de second ordre dans le plan de coupe (donnant cette apparence de faisceaux de fibres) est bien attesté par d'autres exemples chez lesquels le plan de coupe est légèrement oblique par rapport à la surface externe du test : la dissymétrie des secteurs voisins est alors très apparente et, dans ce cas, l'interprétation en termes de prismes composites ne peut être envisagée (pl. III, 5).

En permettant l'observation simultanée dans deux plans perpendiculaires, le microscope à balayage contribue à établir, de façon tout à fait démonstrative, la relation entre les deux types de section. On peut ainsi observer en même temps (pl. III, 6) une surface de cassure transversale (base du cliché), en correspondance avec la section tangentielle qui la surmonte (moitié supérieure du cliché).

A la base, les couches successives de tissu lamellaire croisé, arrivant dans le plan de section sous des incidences assez voisines (nous sommes en section transversale), donnent à l'ensemble de cette partie un aspect « fibreux » assez homogène. La région supérieure (section tangentielle) montre une surface légèrement oblique par rapport à l'orientation des couches lamellaires qui composent ce secteur, et les sections de ces couches apparaissent donc comme des groupes de lamelles à disposition croisée relativement régulière (pl. IV, 1 et 2). Ce sont les groupes de lamelles qui fournissent, en section polie (ou lames minces), les images de fibres présentées en planche III.

### III. MISE EN ÉVIDENCE D'UNE ORGANISATION INTERNE DES UNITÉS DE TROISIÈME ORDRE

Aux grossissements supérieurs du microscope à balayage, l'analyse de préparations traitées aux enzymes montre que les unités de troisième ordre peuvent également être subdivisées en unités d'ordre inférieur, établissant qu'elles ne sont donc pas elles-mêmes les composants minéraux élémentaires. Il devient, en effet, possible de mettre en évidence, dans des lames parallèles superposées, une organisation transversale par rapport à leur axe d'allongement (pl. IV, 3). Ces éléments, dont la longueur détermine donc l'épaisseur des lamelles de

second ordre (autour de  $0,8 \mu\text{m}$ ), paraissent avoir un diamètre de l'ordre du quart de micron et une morphologie irrégulièrement noduleuse (pl. IV, 4 et 5).

Ils présentent, en outre, un aspect relativement dissymétrique, mais à ce niveau de grandissement, les possibilités d'interprétation des figures sont limitées par l'insuffisance des données actuelles concernant l'action des solutions enzymatiques sur les substrats organo-minéraux.

Sur les surfaces de fracture où l'action de la solution enzymatique a été la plus prononcée, ces unités apparaissent quasi complètement dissociées les unes des autres (pl. IV, 6), et si ces figures ne permettent pas une étude morphologique précise des unités de quatrième ordre, elles mettent bien en évidence, néanmoins, le caractère absolument général de ces éléments.

Leurs dimensions sont du même ordre de grandeur que celles d'autres composants élémentaires dont l'existence a été révélée par des techniques diverses dans d'autres groupes de Mollusques. Ainsi chez *Crassostraea gigas* (Thun), les lattes des couches foliées sont édifiées par des unités cylindriques de  $0,07$  à  $0,11 \mu\text{m}$  de diamètre, et de  $0,3 \mu\text{m}$  de longueur (FRÉROTTE *et al.*, 1983). Là encore, la hauteur des éléments de dernier ordre détermine l'épaisseur des unités d'ordre supérieur. Chez *Pinna nobilis* L., c'est l'action des divers agents oxydants, puis également celle des solutions enzymatiques, qui a permis des observations du même genre (KELLER, 1981 ; CUIF *et al.*, 1981, 1983). C'est encore cette même technique qui a permis à BEN MLIH (1983) d'individualiser les micro-fibres aragonitiques à partir desquelles sont formées les diverses régions des prismes de la couche externe chez *Neotrigonia margaritacea* Lmk.

## CONCLUSION

L'existence d'éléments structuraux, d'un ordre de grandeur inférieur par rapport aux niveaux d'analyse actuellement admis, avait déjà été envisagée (DENIS, 1972), lors des observations portant sur la couche lamellaire croisée de *Cardium edule*.

Les diverses recherches évoquées ci-dessus, en révélant des analogies quant aux tailles des composants minéraux élémentaires et aux principes d'édification des composants micro-structuraux considérés jusqu'ici comme les unités de base, suggèrent qu'on pourrait rechercher dans cette voie la possibilité d'une nouvelle méthode de définition des types d'organisation du test chez les Lamellibranches. Alors que les systèmes élaborés jusqu'ici ont toujours procédé par la subdivision de catégories créées à des niveaux d'observations plus globaux, on peut envisager au contraire une démarche réalisant le regroupement d'informations détaillées portant sur les aspects topographiques, minéralogiques et biochimiques acquis à des échelles auxquelles donnent accès les moyens actuels.

L'exemple des deux espèces de *Dosinia*, qui ont fait l'objet de cet article, permet de constater que des erreurs portant sur l'interprétation des structures majeures peuvent aisément être décelées par la prise en considération de renseignements acquis à des échelles d'observation inférieures. Il est évident que nos interprétations relatives aux processus évolutifs ayant affecté ces taxons s'en trouvent modifiées. Au-delà même des simples rectifica-

tions de cet ordre, les recherches visant à une meilleure compréhension des processus de biominéralisation développés dans les divers taxons semblent donc pouvoir fournir les moyens d'une meilleure coordination entre la systématique des organismes actuels et celle de leurs prédecesseurs fossiles, dont l'étude constitue également une voie d'approche des phénomènes évolutifs.

Chacun sait que, si les Lamellibranches ne constituent pas un groupe où d'importantes différences sont signalées entre les conceptions des paléontologistes et celles des néontologistes (c'est pourquoi, il peut servir à expérimenter la méthode d'analyse), il en est d'autres, au contraire (les Spongiaires, par exemple), où ce sont des différences portant sur les subdivisions fondamentales de l'Embranchement qui doivent encore être résolues.

#### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

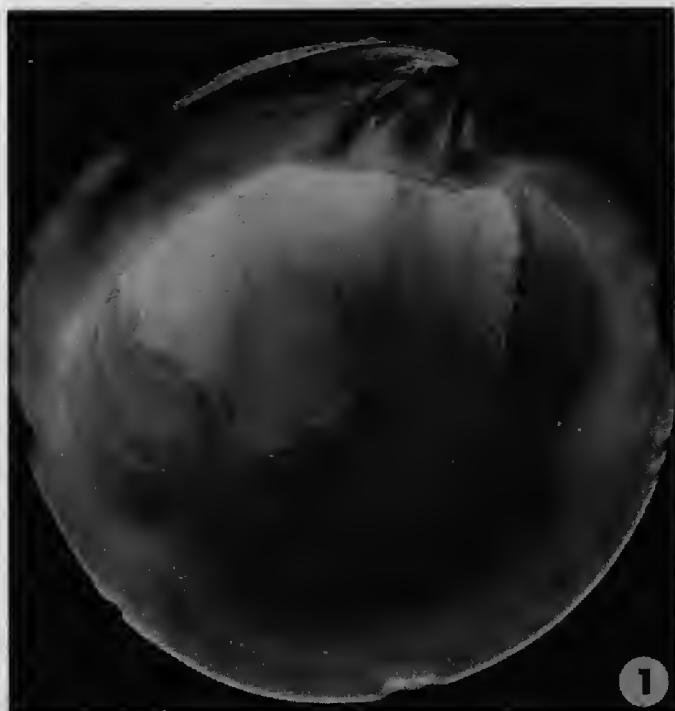
- BEN MLIH, A., 1983. — Organisation de la phase carbonatée dans les prismes de *Neotrigonia margaritacea* Lmk. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **296** : 585-590.
- BØGGILD, O. B., 1930. — The shell structure of the Mollusks. *D. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skr., Natur. og Mathem. Afd.*, **9** (2) : 231-326.
- CARTER, J. C., 1980. — Guide to Bivalve shell microstructures. In : D. C. RHOADS and R. A. LUTZ Eds., *Skeletal growth of aquatic organisms* : 645-673.
- CUIF, J. P., et al., 1981. — Recherche d'une méthode d'analyse ultrastructurale des tests carbonatés d'Invertébrés. *Bull. Soc. géol. Fr.*, **23** (5) : 525-534, 2 pl.
- CUIF, J. P., et al., 1983. — Étude des caractéristiques de la phase minérale dans les structures prismatiques du test de quelques mollusques. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4<sup>e</sup> sér., **5**, sect. A (3) : 679-717, 7 pl.
- DENIS, A., 1972. — Essai sur la microstructure du test de Lamellibranches. Thèse de 3<sup>e</sup> cycle, Paris XI-Orsay : 89 p., 15 pl., 3 tab.
- FREROTTE, B., et al., 1983. — Dégradation *in vitro* d'un test carbonaté d'Invertébré, *Crassostrea gigas* (Thunberg), par action de cultures bactériennes. Intérêt pour l'analyse ultrastructurale. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. II, **297** : 383-388, 1 pl.
- KELLER, J. P., 1981. — Le dégagement du matériel minéral des tests d'Invertébrés (Bivalves) par protéolyse enzymatique de la trame organique. *Géobios*, **14** (2) : 269-273, 1 pl.
- KOBAYASHI, I., 1964. — Introduction to the shell structure of bivalve molluscs. *Earth Sci.*, **73** : 1-12.
- 1966. — Submicroscopic observation on the shell structure of Bivalvia. Part II : *Dosinia japonica* Reeve. *Sci. Rep. Tokyo Kyoiku Daig.*, sect. C, **88** : 189-210, 3 pl.
- 1967. — Shell structure of Veneridae, Bivalvia. Prof. H. SHIBATA Memorial Volume : 324-328, 1 pl.
- 1980. — Various patterns of biomineralisation and its phylogenetic significances in bivalve molluscs. In : M. OMORI and N. WATABE Eds., *The mechanisms of biomineralization in animals and plants*. Tokai University Press : 145-155, 1 pl., 5 tab.
- KOBAYASHI, I., et al., 1968. — A problem on the affinity between *Dosinia kaneharai* and other species of *Dosinia* based on the shell tissue. *J. Geol. Soc. Jap.*, **74** : 473-478.
- KOIKE, H., 1980. — Microstructure of the growth increments in the shell of *Meretrix lusoria*. In : M. OMORI and N. WATABE Eds., *The mechanisms of biomineralization in animals and plants*. Tokai University Press : 93-98, 1 pl.
- MCCLINTOCK, C., 1967. — Shell structure of patelloid and bellerophontoid gastropods (Mollusca). *Bull. Peabody Mus. nat. Hist.*, Yale University, **22** : 140 p., 32 pl.

- MUTVEI, H., 1977. — The nacreous layer in *Mytilus*, *Nucula* and *Unio* (Bivalvia). Crystalline composition and nucleation of nacreous tablets. *Calcif. Tiss. Res.*, **24** : 11-18.
- ORTLIEB, L., et M. P. TRICLOT, 1984. — Étude préliminaire sur la structure et la composition géochimique de tests de *Dosinia ponderosa* Gray, 1838, actuels et fossiles du Golfe de Californie, Mexique. In : V. MALPICA-CRUZ, S. CELIS-GUTIERREZ, J. GUERRECO-GARCIA and L. ORTLIEB, Eds., Neotectonics and sea level variations in the Gulf of California area. Symposium (Hermosillo, Son., University natn. auton. Mexico, Inst. Geologia, Mexico, D. F. April 21-23) : 269-294, 1 pl.
- TAYLOR, D., W. J. KENNEDY and A. HALL, 1969-1973. — The shell structure and mineralogy of the Bivalvia. *Bull. Brit. Mus. nat. Hist., Zool.*, **3** : 294 p., 15 pl., 22 tab.
- UOZUMI, S., and S. SUZUKI, 1981. — The evolution of shell structures in the Bivalvia. In : Study of molluscan paleobiology. Prof. OMORI Memorial volume : 63-77, 4 pl.
- WISE, S. W., 1971. — Shell ultrastructure of the Taxodont Pelecypod *Anadara notabilis* (Roding). *Eclog. geol. Helv.*, **64** (1) : 1-12, 9 pl.

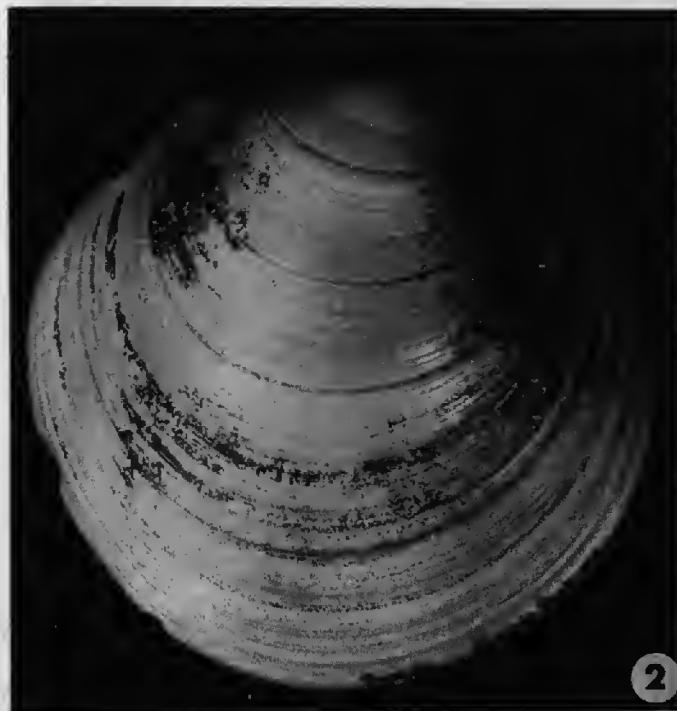
---

PLANCHE I

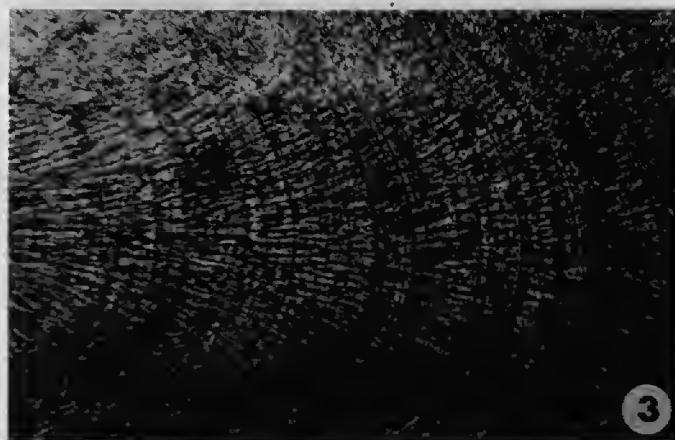
- 1 et 2. — Un spécimen de *Dosinia ponderosa* utilisé pour cette recherche. Origine : Basse Californie. ( $\times 0,56$ )
3. — Section radiaire dans la couche externe. Organisation générale en éléments divergents (perpendiculaires aux stries de croissance). Ce type de section présente une réelle analogie avec les schémas de coupes longitudinales dans les prismes composites (cf. fig. 1 d du texte). ( $\times 64$ )
- 4 et 5. — Aspect de la couche externe en lumière transmise et en lumière réfléchie U.V. Fluorescence des dépôts organiques de la zonation de croissance. ( $\times 83$ )
- 6 et 7. — Surfaces de fractures radiales dans la couche externe, observées en microscopie électronique à balayage. Confirmation de la direction divergente des éléments structuraux à partir de la zone médiane de la couche externe. (6 :  $\times 71$ ; 7 :  $\times 168$ )



1



2



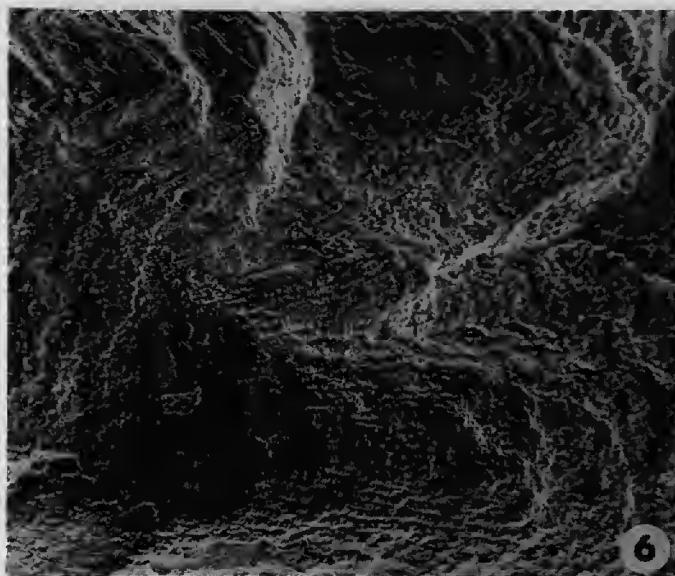
3



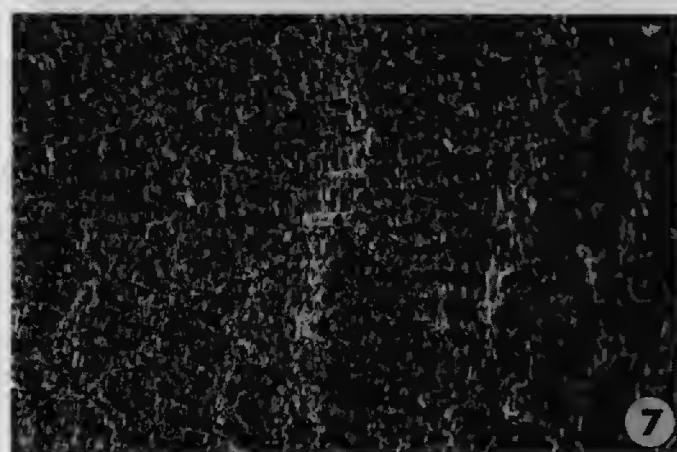
4



5



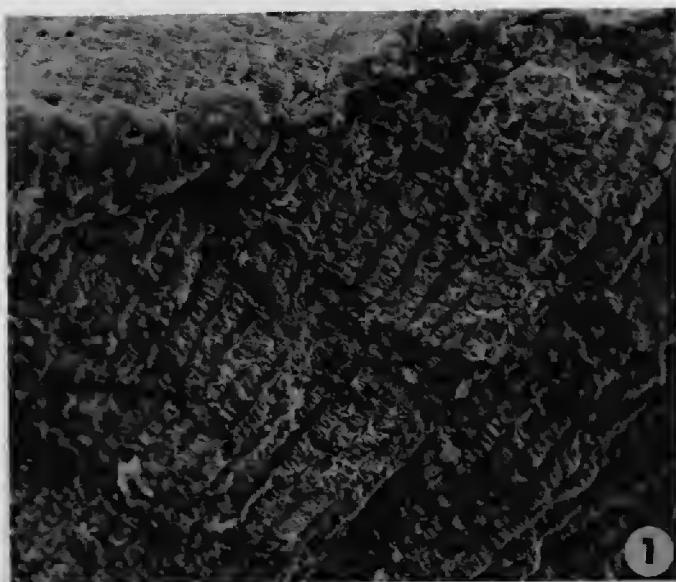
6



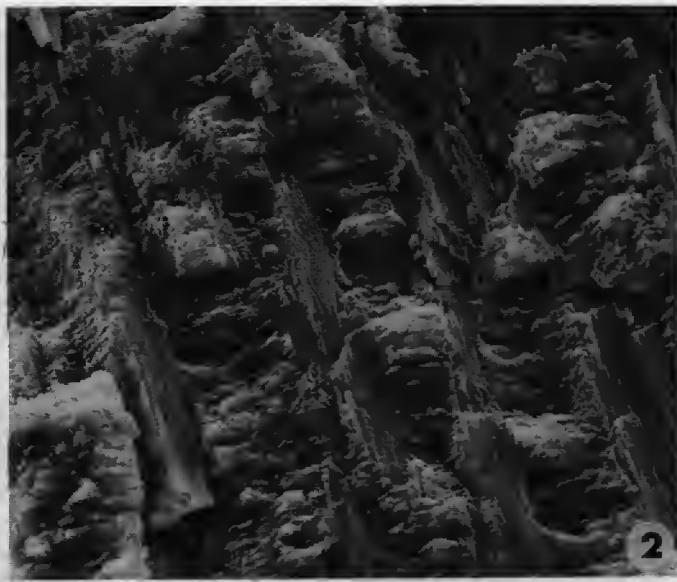
7

PLANCHE II

- 1 et 2. — Les éléments divergents composant la couche externe (les « fibres » des « prismes composites ») sont en fait des couches de tissu lamellaire croisé tout à fait typique, de 6 à 10  $\mu\text{m}$  d'épaisseur. (1 :  $\times 212$  ; 2 :  $\times 1040$ )
- 3 et 4. — Aspect du tissu lamellaire croisé de la couche externe de *Dosinia ponderosa*. Dans les couches successives (éléments de premier ordre), les lamelles accolées alternent régulièrement selon deux directions orientées à 80-90°. Les limites des éléments de troisième ordre sont déjà visibles. (3 :  $\times 2880$  ; 4 :  $\times 3440$ )
- 5 et 6. — Faces latérales des éléments de second ordre, après traitement enzymatique. Les unités formant les lamelles deviennent nettement distinctes. Ces unités de troisième ordre sont étroitement accolées, mais très irrégulières. (5 :  $\times 13200$  ; 6 :  $\times 8800$ )



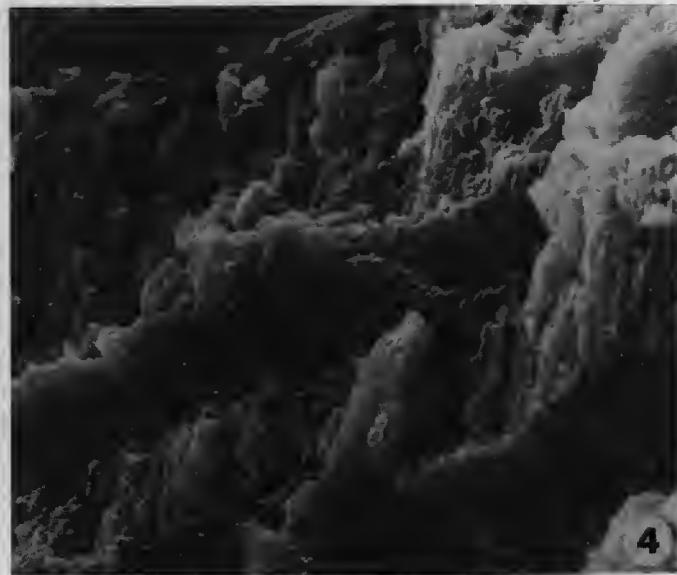
1



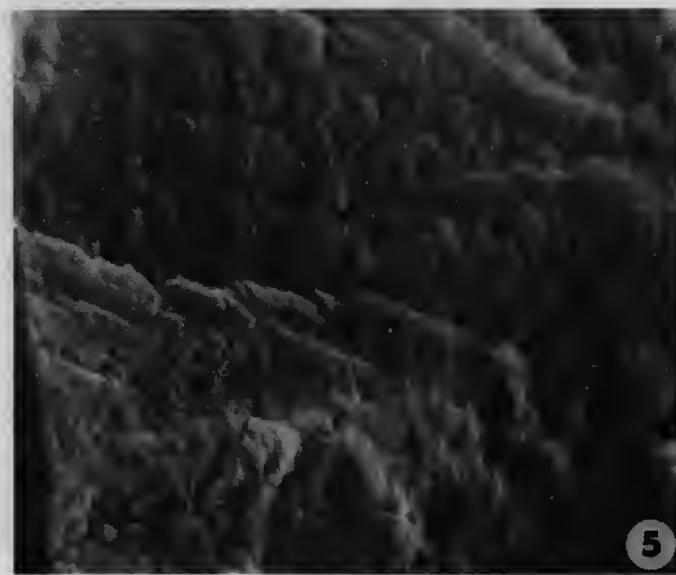
2



3



4



5



6

PLANCHE III

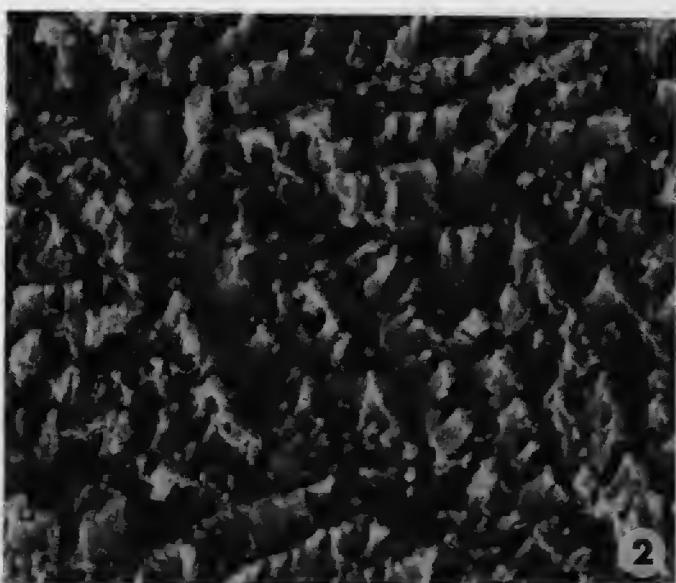
- 1 a et 1 b. — Figurations fournies par KOBAYASHI pour illustrer la structure prismatique composite de *Dosinia japonica*. Il s'agit de lames réalisées en sections tangentielles dans la couche externe. Les figures suivantes de cette planche, obtenues sur *Dosinia ponderosa*, montrant la couche externe de cette espèce dont la nature lamellaire croisée vient d'être démontrée, fournissent les mêmes observations. (1 a :  $\times 256$ ; 1 b :  $\times 576$ )
- 2, 3 et 4. — Observation de surfaces polies tangentielles dans le test de *Dosinia ponderosa*. — En figure 2, secteurs à directions croisées. Noter, sur cette surface légèrement décalcifiée, la structure des éléments composant ces secteurs. Rapprocher de la figure 1 a de cette planche, et du grandissement 1 b où la structure des unités (« fibres ») est également apparente ( $\times 10\,400$ ). — En figures 3 et 4, on constate que ces secteurs s'organisent en unités allongées. Ce sont ces unités qui ont été conçues par KOBAYASHI comme les composants des prismes : la ligne d'accrolement de deux unités voisines étant représentée comme l'axe du prisme (cf. la figure de KOBAYASHI reprise ici en fig. 1 e). (3 :  $\times 5\,360$ ; 4 :  $\times 1\,080$ )
- 5 et 6. — En fait, le caractère symétrique de l'arrangement des lames dans deux unités adjacentes est exceptionnel. Lorsque les sections ne sont pas exactement tangentielles, les secteurs ne sont pas symétriques et ne peuvent donner lieu à l'interprétation en « prismes composites » : fig. 5 ( $\times 2\,240$ ). — La figure 6 (ainsi que la figure 1 pl. IV) établit bien que ces secteurs, observés en surface tangentielle, correspondent aux affleurements sur ce plan de coupe des couches successives du tissu lamellaire croisé. ( $\times 1\,120$ )



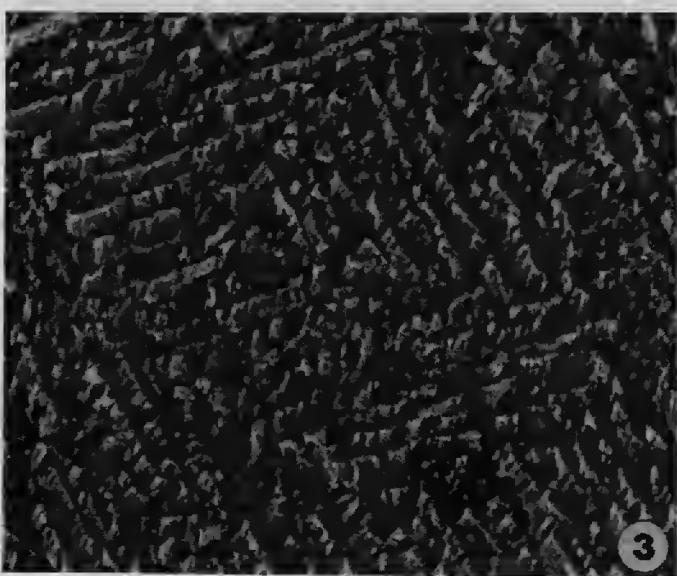
1a



1b



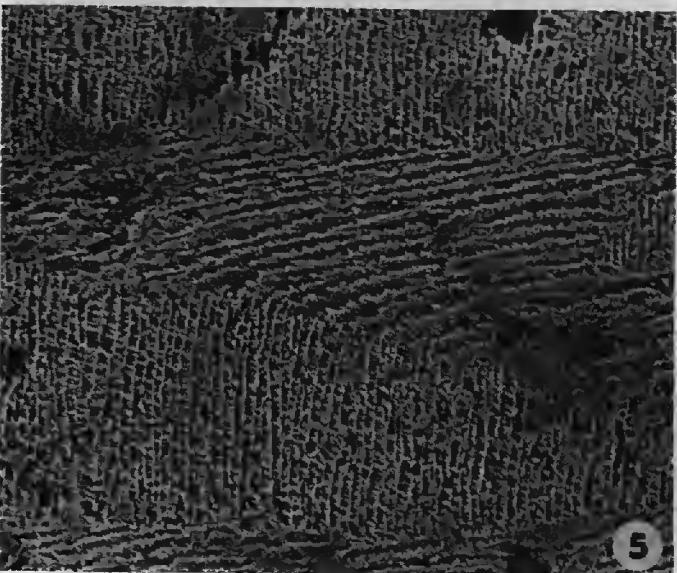
2



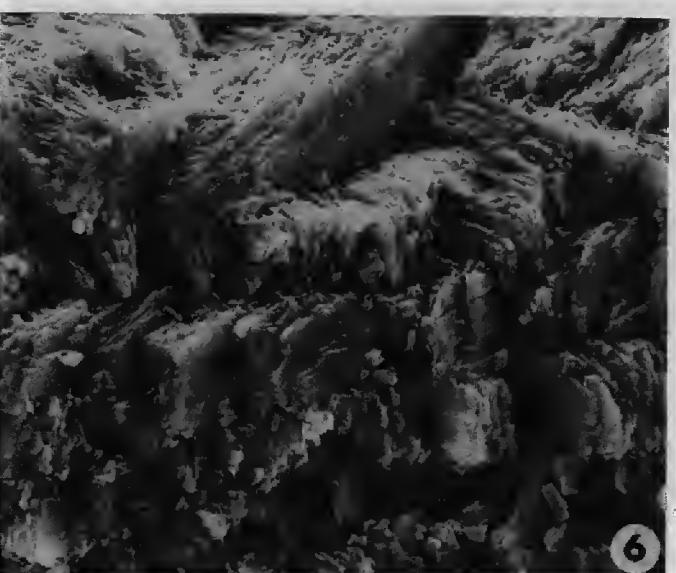
3



4



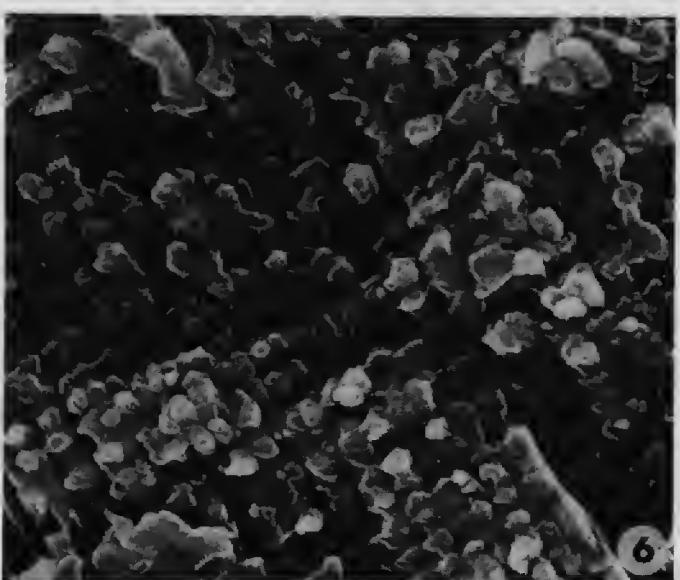
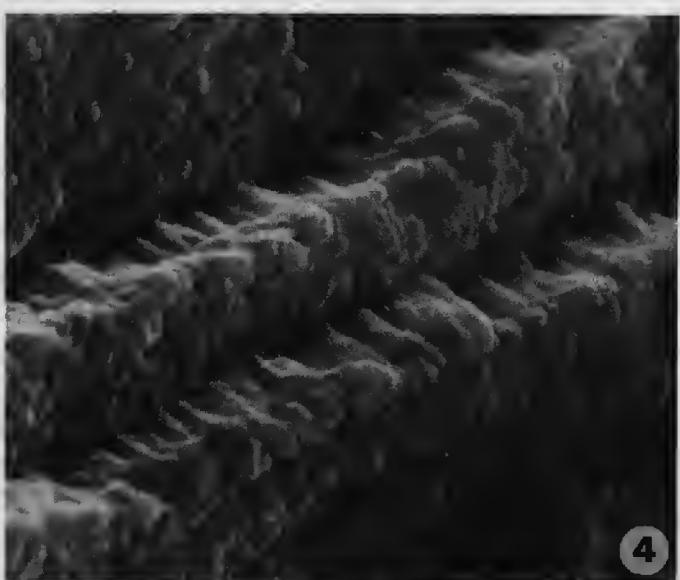
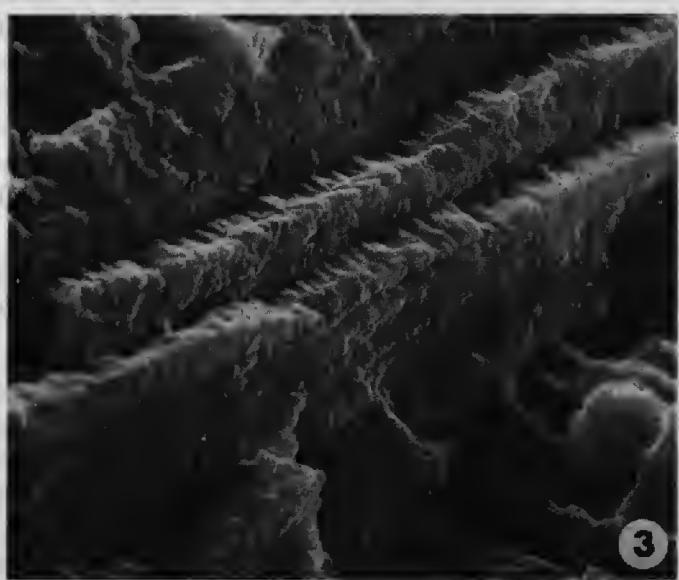
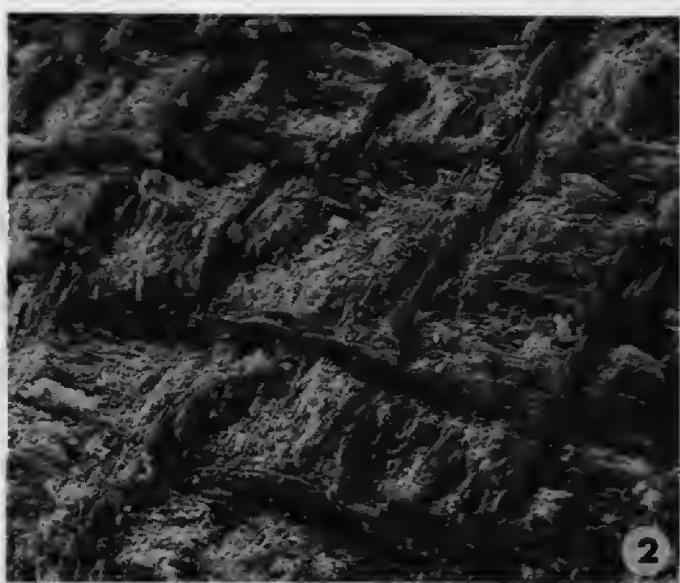
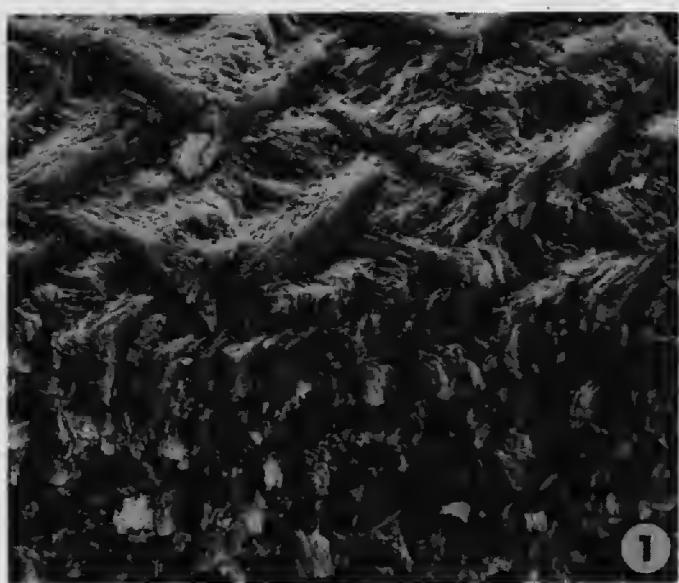
5



6

PLANCHE IV

- 1 et 2. — Aspect d'une section de la couche externe de *Dosinia ponderosa*, mettant en évidence la correspondance entre les secteurs observables en surface tangentielle (partie supérieure du cliché), et les couches successives de la structure lamellaire croisée (base du cliché) ( $\times 568$ ). — En figure 2, autre aspect de la surface tangentielle. Le caractère suborthogonal des directions de minéralisation dans les couches successives est bien visible. ( $\times 568$ )
- 3 à 5. — Existence d'éléments de quatrième ordre. Tous les schémas concernant le tissu lamellaire croisé ont admis qu'on pouvait y reconnaître l'existence de trois ordres microstructuraux. La planche II a présenté l'aspect des éléments de troisième ordre chez *Dosinia ponderosa*. Les traitements enzymatiques permettent de montrer que les cristaux de troisième ordre, admis jusqu'ici comme les composants élémentaires, peuvent eux-mêmes être dissociés en unités d'ordre inférieur (quatrième). Ces éléments sont parfaitement discernables ici, dans deux lames de second ordre superposées. Les baguettes longitudinales (éléments de troisième ordre) apparaissent formées par l'alignement de nodules allongés, dont la longueur correspond à l'épaisseur des lames de second ordre. (3 :  $\times 8\,800$ ; 4 :  $\times 17\,600$ ; 5 :  $\times 36\,800$ )
6. — Aspect des éléments de quatrième ordre observés selon leur axe d'allongement, sur la surface d'une lame de second ordre ayant subi un traitement enzymatique poussé. Les unités de quatrième ordre y sont nettement distinctes. ( $\times 5\,240$ )





***Macropostrongylus* Yorke & Maplestone, 1926**  
**(Nematoda, Strongyoidea)**  
**from macropodid Marsupials**

by Ian BEVERIDGE

**Abstract.** — The following species of *Macropostrongylus* Yorke & Maplestone, 1926, are redescribed : *M. macropostrongylus* Yorke & Maplestone, 1926, from *Macropus agilis* (Gould, 1842), *Macropus dorsalis* (Gray, 1837), *Macropus parryi* (Bennet, 1835), *Wallabia bicolor* (Desmarest, 1804) and *Petrogale godmani* Thomas, 1923 ; *M. macrostoma* Davey and Wood, 1938, from *Macropus parryi* ; and *M. yorkei* Baylis, 1927, from *Macropus agilis*. The fourth stage larvae of *M. macrostoma* and *M. yorkei* are described for the first time. *Macropus parryi* is considered to be the correct host of *M. macrostoma* and not *Macropus robustus* Gould, 1841, as reported in the literature. The following new species are described : *M. petrogale* n. sp. from *Petrogale assimilis* Ramsey, 1877, and *P. godmani* from North Queensland, Australia, and *M. spearei* from *Macropus robustus*, also from North Queensland. The non sclerotised buccal capsule in *Macropostrongylus* is thought to be an evolved character, and contrasts with the sclerotised buccal capsule of the fourth larval stage.

**Résumé.** — Les espèces suivantes de *Macropostrongylus* Yorke & Maplestone, 1926, sont redérites : *M. macropostrongylus* Yorke and Maplestone, 1926, parasite de *Macropus agilis* (Gould, 1842), *Macropus dorsalis* (Gray, 1837), *Macropus parryi* (Bennet, 1835), *Wallabia bicolor* (Desmarest, 1804) et *Petrogale godmani* Thomas, 1923 ; *M. macrostoma* Davey & Wood, 1938, parasite de *Macropus parryi* ; et *M. yorkei* Baylis, 1927, parasite de *Macropus agilis*. Les quatrièmes stades larvaires de *M. macrostoma* et *M. yorkei* sont décrits pour la première fois. *Macropus parryi* est considéré comme l'hôte normal de *M. macrostoma* et non *Macropus robustus* Gould, 1841. Deux espèces nouvelles sont décrites : *M. petrogale* n. sp., parasite de *Petrogale assimilis* Ramsay, 1877, et de *P. godmani* du Queensland, Australie, et *M. spearei* n. sp., parasite de *Macropus robustus*, également du Queensland. La capsule buccale non sclerotisée de l'adulte de *Macropostrongylus* semble être un caractère plus évolué que la capsule buccale sclerotisée qui se trouve chez le quatrième stade larvaire.

Ian BEVERIDGE, Laboratoire des Vers, associé au CNRS, Muséum national d'Histoire naturelle, 61, rue Buffon, 75231 Paris cedex 05.

---

The genus *Macropostrongylus* Yorke & Maplestone, 1926, was erected to accommodate a number of very different species of nematode described from macropodid marsupials in Queensland by YORKE and MAPLESTONE (1926). Subsequently, additional species were added (BAYLIS, 1927, 1934 ; DAVEY and WOOD, 1938 ; JOHNSTON and MAWSON, 1939 c, 1940), but it remained for MAWSON (1977) to show conclusively that *Macropostrongylus* as used by earlier authors was an assemblage of sometimes only distantly related genera. She restricted the genus to those species characterised by a laterally compressed, poorly sclerotised buccal capsule, with eight longitudinal ridges projecting into the mouth region. Since

her revision, a considerable amount of material has been collected, revealing the existence of two new species, and confirming her criteria for delimiting the genus. The two new species are described in this paper and redescriptions of the known species are given, with the sole exception of *M. lesouefi*, no new material of which has come to hand. MAWSON (1977) had to rely mainly on paratype specimens for her redescriptions. The abundance of new material warrants detailed redescription of the species already known.

Type specimens are deposited in the collections of the South Australian Museum, Adelaide (SAM), Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (MNHN) and the Australian Helminthological Collection, Adelaide (AHC). Additional specimens were examined from the British Museum (Natural History), London (BM) and the Commonwealth Institute of Health, Sydney (CIH). In the text, measurements are given in mm as the range followed by the mean of 5 measurements in parentheses.

### **Macropostrongylus macropostrongylus Yorke & Maplestone, 1926**

(Fig. 1)

TYPES : Cotypes in BM n° 1927.7.21.2/3.

LOCATION IN HOST : Stomach.

MATERIAL EXAMINED : From *Macropus agilis* (Gould, 1842) : Papua-New Guinea : 12 ♂, 12 ♀, Port Moresby, coll. I. L. OWEN (MNHN 520 HD) ; Queensland : 4 ♂, 12 ♀, Tully, 24.IV.1978, coll. R. SPEARE (AHC 7712) ; 1 ♀, Yabulu, 15.VI.1978, coll. I. BEVERIDGE (AHC 7213) ; 13 ♂, 23 ♀, Townsville, 25.V.1978, 15.VI.1978, 20.VI.1978, coll. I. BEVERIDGE (AHC 7670, 7726, 7835) ; Northern Territory : 1 ♂, 1 ♀, Tipperary Station, 30.X.1974, coll. L. CORNER (AHC 8009). — From *Macropus parryi* (Bennet, 1835) : Queensland : 7 ♂, 7 ♀, Inkerman Station via Home Hill, 12.V.1978, 12.VII.1978, coll. I. BEVERIDGE (AHC 7329, 12082, 12084). — From *Macropus dorsalis* (Gray, 1837) : Queensland : 1 ♂, 1 ♀, Warrawee Station via Charters Towers, 3.VIII.1982, coll. R. SPEARE (AHC 13309). — From *Wallabia bicolor* (Desmarest, 1804) : Queensland : 1 ♂, 6 ♀, Townsville, 13.III.1978, coll. I. BEVERIDGE (AHC 7410) ; 2 ♀, Cardwell, 24.IV.1978, coll. R. SPEARE (AHC 7363). — From *Petrogale godmani* Thomas, 1923 : Queensland : 5 ♂, 3 ♀, Brooklyn Station via Mareeba, 27.IV.1983, coll. S. BARKER (AHC 13045).

### **DESCRIPTION**

Small worms, body covered with fine, regularly-spaced, transverse striations ; distinct cephalic collar present ; mouth opening dorso-ventrally elongate, surrounded by 8 lip-like projections of the peri-oral cuticle ; lateral lips large, conical, bearing amphids and tiny internal labial papilla ; submedian lips intermediate in size, bearing conical papillae, each with single seta ; dorsal and ventral lips small. Buccal capsule thick-walled, poorly sclerotised, slightly longer than wide, approximately straight sided in lateral and median views, with very slight annular thickening around posterior region ; 8 lobes of buccal capsule wall extend full length of buccal capsule, diminish in thickness posteriorly ; ventral lobe smaller in section than dorsal lobe ; shape of capsule sub-triangular in section with apex ventral ; internal lining of buccal capsule finely striated ; buccal capsule supported externally by 12 muscle bands, extending from buccal capsule wall to somatic muscles, 2 dorsal, 2 ven-

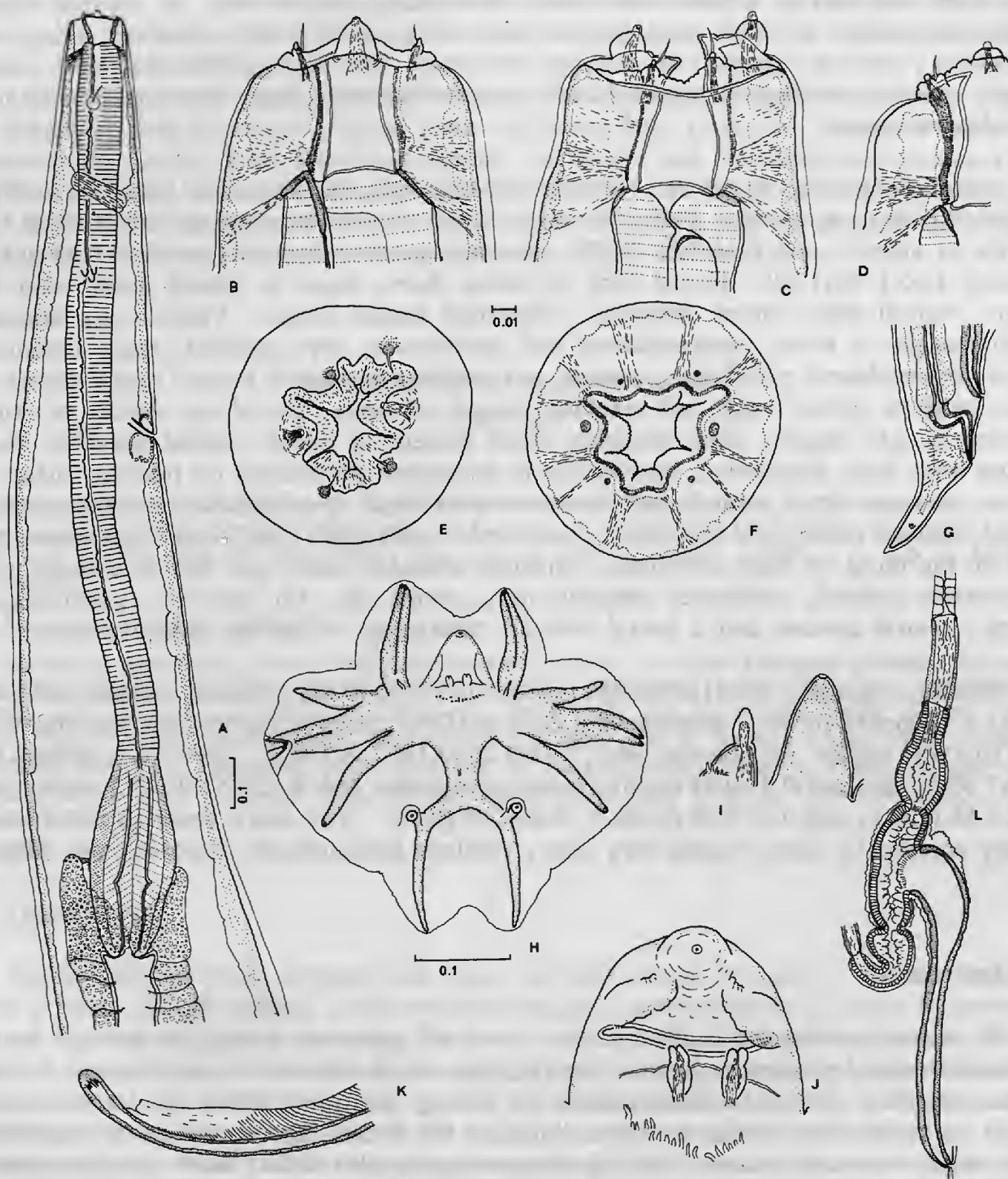


FIG. 1. — *Macropostrongylus macropostrongylus* Yorke & Maplestone, 1926 : A, cæsophageal region, lateral view ; B, buccal capsule, lateral view ; C, buccal capsule, ventral view ; D, optical section through wall of buccal capsule, lateral view ; E, mouth opening, apical view ; F, optical transverse section through buccal capsule at level of muscle bands ; G, female tail, lateral view ; H, bursa of male, apical view ; I, genital cone, lateral view ; J, genital cone, dorsal view ; K, spicule tip, lateral view ; L, ovejector and vagina, lateral view. (A, G, L = 0.1 mm scale ; H = 0.1 mm ; B, C, D, E, F, I, J, K = 0.01 mm.)

tral, 4 left sub-lateral, 4 right sub-lateral. Oesophageal corpus long, of uniform width; 3 lappets present in lumen posterior to nerve ring; bulb small, elongate, lining non-sclerotised; anterior extremity of intestine thickened, with enlarged intestinal cells; nerve ring in anterior oesophageal region; deirids anterior to nerve ring; excretory pore in mid-oesophageal region.

*Male* : Length 8.2-10.7 (9.2); width 0.37-0.45 (0.41); buccal capsule 0.05-0.06 (0.06) × 0.05-0.07 (0.06); oesophagus 1.45-1.70 (1.58); nerve ring to anterior end 0.35-0.40 (0.37); deirids to anterior end 0.14-0.21 (0.18); excretory pore to anterior end 0.74-0.84 (0.80); spicules 1.65-1.70 (1.69). Dorsal lobe of bursa short, equal to lateral lobes, with few striae; ventral lobes joined ventrally; sclerotised bosses absent. Ventral rays apposed, reach margin of bursa; posterolateral and mediolateral rays apposed, reach margin of bursa; externolateral ray shorter, stouter, not reaching margin of bursa; externodorsal ray arises close to lateral trunk, not reaching margin of bursa; dorsal ray slender at origin, dividing at 1/3 length; main branches reach margin of bursa; lateral branches short, arising after main bifurcation, terminating in prominent projections on internal surface of bursa. Anterior lip of genital cone prominent with single apical papilla; posterior lip with paired, bilobed projections and outer ring of tiny appendages; additional appendages present on the bursa of some specimens. Spicules elongate, alate, tips slightly enlarged; ala transversely striated, terminates abruptly near spicule tip; tip recurved; gubernaculum absent; central cordate and 2 lateral elongate thickenings of spicule sheaths present.

*Female* : Length 9.3-11.2 (10.3); width 0.53-0.70 (0.62); buccal capsule 0.05-0.07 (0.06) × 0.06-0.07 (0.06); oesophagus 1.60-1.80 (1.69); nerve ring to anterior end 0.38-0.51 (0.45); deirids to anterior end 0.14-0.20 (0.18); excretory pore to anterior end 0.70-1.05 (0.92); tail 0.21-0.31 (0.26); vulva to posterior end 0.32-0.54 (0.42); vagina vera 0.52-0.88 (0.64); egg 0.07-0.08 (0.08) × 0.04-0.05 (0.05). Tail short, conical; vulva immediately anterior to anus; vagina vera long; vestibule longitudinally disposed; egg ellipsoidal.

## DISCUSSION

*M. macropostrongylus* is distinguished from all congeners except *M. lesouefi* by the prominent conical projections bearing the amphids, which extend anteriorly beyond the sub-median papillae. It is also distinguished by having the ridges lining the buccal capsule extend to its base, in having a striated lining to the buccal capsule and in having only a weak annulus around its base. *M. macropostrongylus* also differs from congeners except *M. lesouefi* in having the excretory pore in the mid-oesophageal region rather than at the oesophago-intestinal junction. *M. macropostrongylus* differs most obviously from *M. lesouefi* in spicule length (0.9-1.7 mm in the former, 0.4-0.7 mm in the latter) and in the shape of the dorsal ray, with the lateral branches arising more anteriorly in *M. macropostrongylus*.

The type host of *M. macropostrongylus* was cited by YORKE and MAPLESTONE (1926) as "Macropus sp." but data associated with the cotypes gives the host as *Macropus agilis*

(agile wallaby). *M. macropostrongylus* is known to be common in this host species in Queensland (SPEARE *et al.*, 1983) and has also been reported from the same host in New Guinea (MAWSON, 1977).

Collections of *M. macropostrongylus* from *Wallabia bicolor* confirm the earlier report by JOHNSTON and MAWSON (1939c) from the same host (given as *Macropus welsbyi*). However, the records from *Macropus dorsalis*, *M. parryi* and from *Petrogale godmani* are new host records. No major morphological differences were noted between the specimens from the different hosts, except for the fact that the specimens from *P. godmani* were shorter and had correspondingly shorter spicules only 0.9-1.1 mm long.

**Macropostrongylus petrogale n. sp.**

(Fig. 2)

**TYPES** : Holotype ♂, allotype ♀, from *Petrogale assimilis* Ramsay, 1877, Hillsborough Station via Ravenswood, Queensland, 20.IV.1983, coll. S. BARKER, in SAM n°s V3562, 3563. Paratypes, same data, 1 ♂, 1 ♀, in SAM n°s 3564, 3565 ; 2 ♂, 2 ♀, in AHC n°s 13391, 13392 ; 1 ♂, 1 ♀, in MNHN n° 530HD.

**LOCATION IN HOST** : Stomach.

**MATERIAL EXAMINED** : From *Petrogale assimilis* : types. — From *Petrogale godmani* Thomas, 1923 : Queensland : 7 ♀, Brooklyn Station via Mareeba, 26.IV.1983, coll. S. BARKER (AHC 13044, 13400) ; 1 ♂, Curraghmore Station via Mareeba, 28.IV.1983, coll. S. BARKER (AHC 13737) ; 2 ♂, King's Plains Station via Cooktown, 30.IV.1983, 1.V.1983, coll. S. BARKER (AHC 13401, 13402) ; 1 ♀, Black Mountain, Cooktown, 13.IV.1983, coll. S. BARKER (AHC 13409). — From *Petrogale* sp. : Western Australia : 1 ♂, Crystal Falls, Mitchell Plateau, Kimberley Division, 1.XI.1976, coll. L. KELLER (AHC 12875).

**DESCRIPTION**

Robust worms, body covered with fine, regularly-spaced striations ; distinct cephalic collar present ; mouth opening dorso-ventrally elongate, surrounded by 8 lip-like projections of peri-oral cuticle ; lateral lips large, bulbous, bearing amphids and tiny internal labial papilla ; posterior part of lateral lips greatly thickened, meeting in mid-line ; submedian lips intermediate in size, striated, bearing conical submedian papilla each with 2 elongate setae arising from base ; dorsal and ventral lips small, partially covered by submedian lips. Buccal capsule thick-walled ; outer margin of capsule refractile ; body of capsule wall thick non-sclerotised, pliable ; lining transparent, thick ; buccal capsule straight-sided to cup-shaped in lateral views, wider on dorsal aspect, narrow ventrally ; buccal capsule 8 sided at anterior extremity, triangular in section in mid-region, with apex of triangle ventral ; capsule surrounded in mid-region by non-sclerotised annulus ; buccal capsule supported externally by 8 double sets of muscle bands, first set running from annulus to somatic muscles, second set running from anterior part of buccal capsule to somatic muscles ; in each set of muscles, 2 dorsal, 2 ventral, 2 left lateral, 2 right lateral. Œsophageal corpus long, cylind-

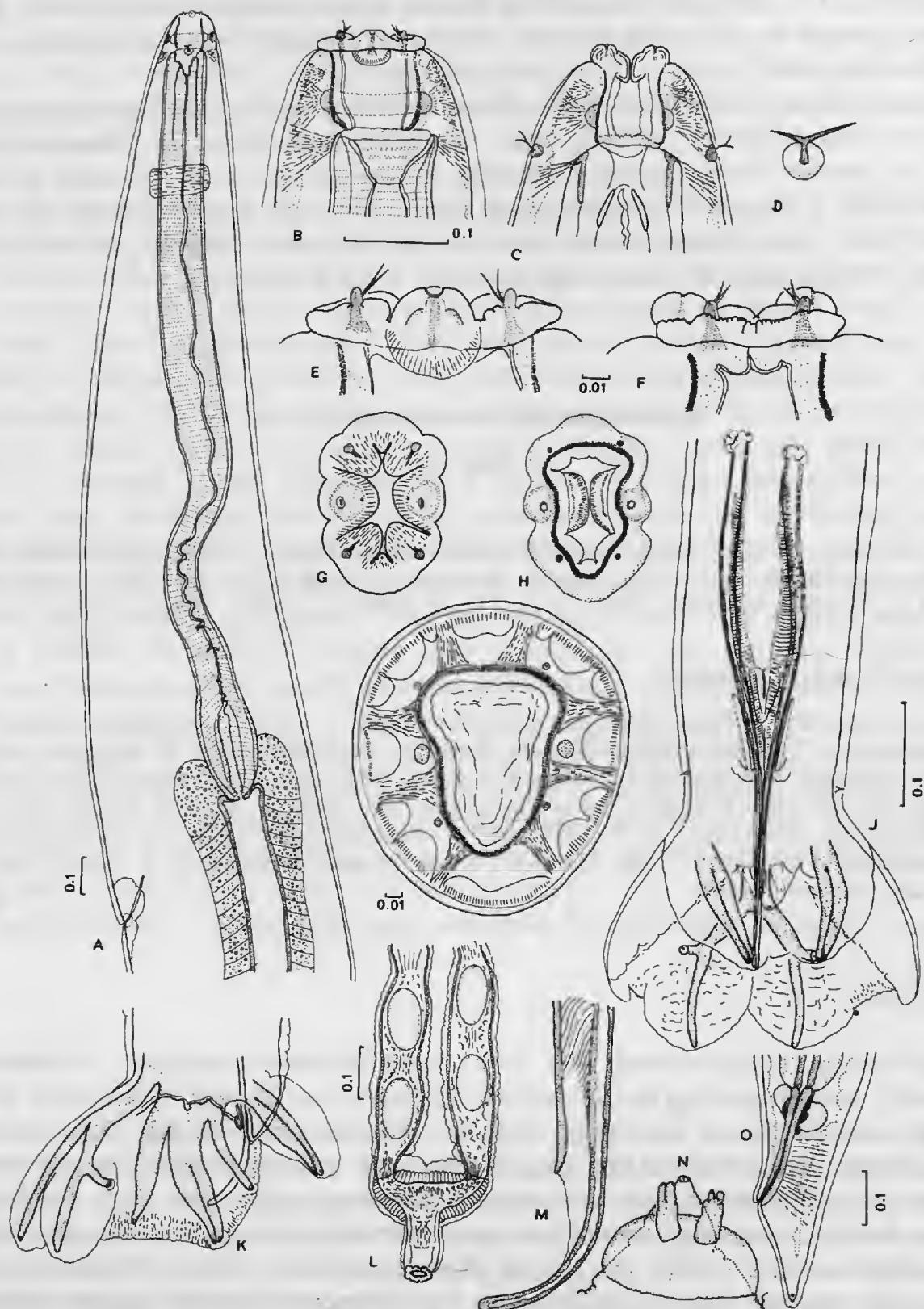


FIG. 2. — *Macropostrongylus petrogale* n. sp. : A, œsophageal region, lateral view ; B, buccal capsule, lateral view ; C, buccal capsule, ventral view ; D, deirid ; E, cephalic papillae, lateral view ; F, cephalic papillae, ventral view ; G, mouth opening, apical view ; H, optical transverse section through anterior part of buccal capsule ; I, optical transverse section through capsule at level of annulus ; J, caudal extremity of male, ventral view ; K, caudal extremity of male, lateral view ; L, female ovejector and vagina, ventral view ; M, spicule tip, lateral view ; N, genital cone, dorsal view ; O, female tail, lateral view. (A = 0.1 mm scale ; B, C, J, K = 0.1 mm ; D, E, F, M, N = 0.01 mm ; G, H, I = 0.01 mm ; L = 0.1 mm ; O = 0.1 mm.)

drical ; anterior extremity attached to somatic muscles by set of 8 muscle bands ; lining of anterior end of œsophagus with 3 prominent lappets ; œsophageal bulb elongate, no wider than corpus, lining non-sclerotised ; anterior extremity of œsophagus thickened with large intestinal cells ; nerve ring in anterior œsophageal region ; deirids at level of buccal capsule or immediately posterior to it, bifid, branches unequal ; excretory pore in region of œsophago-intestinal junction.

*Male* : Length 5.6-7.2 (6.6) ; width 0.44-0.48 (0.46) ; buccal capsule 0.05-0.07 (0.06) × 0.05-0.07 (0.06) ; œsophagus 1.82-1.94 (1.88) ; nerve ring to anterior end 0.42-0.51 (0.43) ; deirids to anterior end 0.14-0.21 (0.17) ; excretory pore to anterior end 1.68-1.86 (1.74) ; spicules 0.41-0.56 (0.49). Dorsal lobe of bursa slightly longer than lateral lobes, covered with prominent, irregularly arranged striae ; ventral lobes joined ventrally ; sclerotised bosses absent. Ventral rays apposed, reach margin of bursa ; posterolateral and mediolateral rays apposed, reach margin of bursa ; externolateral ray shorter, divergent, reaches margin of bursa ; externodorsal ray arises close to lateral trunk, not reaching margin of bursa ; dorsal ray slender, divides at 1/4 length into 2 arcuate branches which almost reach margin of bursa ; lateral branches short, arising well posterior to main bifurcation. Anterior lip of genital cone prominent with single apical papilla ; posterior lip with paired, bilobed projections. Spicules short, alate, tip recurved, blunt ; margin of ala heavily sclerotised, terminates anterior to spicule tip ; gubernaculum absent ; central cordate and 2 lateral elongate thickenings of spicule sheaths present.

*Female* : Length 9.2-11.1 (10.3) ; width 0.68-0.97 (0.83) ; buccal capsule 0.05-0.07 (0.06) × 0.07-0.09 (0.08) ; œsophagus 2.25-2.50 (2.37) ; nerve ring to anterior end 0.40-0.57 (0.46) ; deirids to anterior end 0.10-0.17 (0.12) ; excretory pore to anterior end 1.85-2.70 (2.32) ; tail 0.18-0.30 (0.24) ; vulva to posterior end 0.36-0.56 (0.51) ; vagina vera 0.15-0.25 (0.20) ; egg 0.10-0.13 (0.12) × 0.06-0.07 (0.06). Tail very short, conical ; vulva immediately anterior to anus ; vagina vera very short ; vestibule transversely disposed ; egg ellipsoidal.

## DISCUSSION

*M. petrogale* clearly belongs to the genus *Macropostrongylus* since it possesses a poorly sclerotised buccal capsule supported externally by sets of muscles, but which forms eight lip-like lobes at its anterior end. The extremely short spicules (0.41-0.56 mm) separate the species from all congeners except *M. lesouefi* with spicules 0.40-0.70 mm long. The latter species is readily distinguished from *M. petrogale* by the conical shape of the projections bearing the amphids which extend well anterior to the sub-median papillae. The new species differs from all other members of the genus in possessing large, bifid deirids.

**Macropostrongylus yorkei Baylis, 1927**

(Figs 3, 4)

TYPES : Cotypes in BM n° 1927.8.10.57-71 and in CIH n° MN 607, MN 1157, from *Macropus agilis* (Gould, 1842).

LOCATION IN HOST : Stomach.

MATERIAL EXAMINED : From *Macropus agilis* (Gould, 1842) : Papua-New Guinea : 50 ♂, 44 ♀, 10 fourth stage larvae, Port Moresby, 1984, coll. I. L. OWEN (MNHN 519HD) ; Queensland : 3 ♀, Woodstock, 10.X.1978, coll. I. BEVERIDGE (AHC 7201) ; 1 ♀, Tully, 24.IV.1978, coll. R. SPEARE ; 1 ♂, 2 ♀, Townsville, 25.V.1978, 15.VI.1978, coll. I. BEVERIDGE ; Northern Territory : 4 ♂, 8 ♀, Tipperary Station, 30.X.1974, coll. L. CORNER (AHC 8009).

**DESCRIPTION**

Large, robust worms, body covered with fine, regularly spaced, transverse striations ; cephalic collar small ; mouth opening dorso-ventrally elongate, surrounded by 8 lip-like projections of peri-oral cuticle ; lateral lips large, bulbous, bearing amphid and tiny internal labial papilla, lips not extending posteriorly into buccal capsule ; submedian lips intermediate in size, bearing conical submedian papillae, each with 2 setae arising from papilla ; dorsal and ventral lips small. Buccal capsule thick-walled, poorly sclerotised, wider than long, straight sided in lateral view with annular thickening towards base ; anterior part of buccal capsule 8 lobed in transverse section, ventral lobe markedly smaller than dorsal lobe ; at level of annulus, buccal capsule approximately triangular in section with apex ventral ; buccal capsule supported externally by 8 muscle bands, 2 dorsal, 2 ventral, 2 left lateral and 2 right lateral ; buccal capsule capable of considerable change in shape, with compression of capsule resulting in gross protrusion of cephalic papillae on prominent collar. Oesophageal corpus long, narrower posteriorly ; anterior extremity supported by 8 muscle bands ; lumen at anterior extremity with 3 sclerotised lappets ; bulb elongate, narrow ; lining not sclerotised ; anterior extremity of intestine thickened with enlarged intestinal cells ; nerve ring in anterior oesophageal region ; deirids anterior to nerve ring, simple ; excretory pore approximately at level of oesophago-intestinal junction.

*Male* : Length 10.0-12.0 (11.0) ; width 0.42-0.56 (0.49) ; buccal capsule 0.08-0.10 (0.09) × 0.07-0.09 (0.08) ; oesophagus 2.2-2.7 (2.4) ; nerve ring to anterior end 0.70-0.90 (0.80) ; deirids to anterior end 0.27-0.45 (0.35) ; excretory pore to anterior end 2.4-2.8 (2.6) ; spicules 0.68-0.76 (0.72). Dorsal lobe of bursa short, equal to lateral lobes, with few striae ; ventral lobes joined ventrally ; sclerotised bosses absent. Ventral rays apposed, reach margin of bursa ; posterolateral and mediolateral rays apposed, reach margin of bursa ; externolateral ray shorter, divergent, not quite reaching margin of bursa ; externodorsal ray arises close to lateral trunk, does not reach margin of bursa ; dorsal ray stout at origin, dividing at mid-length ; main branches reach margin of bursa ; lateral branches short, arise after main bifurcation. Anterior lip of genital cone prominent with single ter-

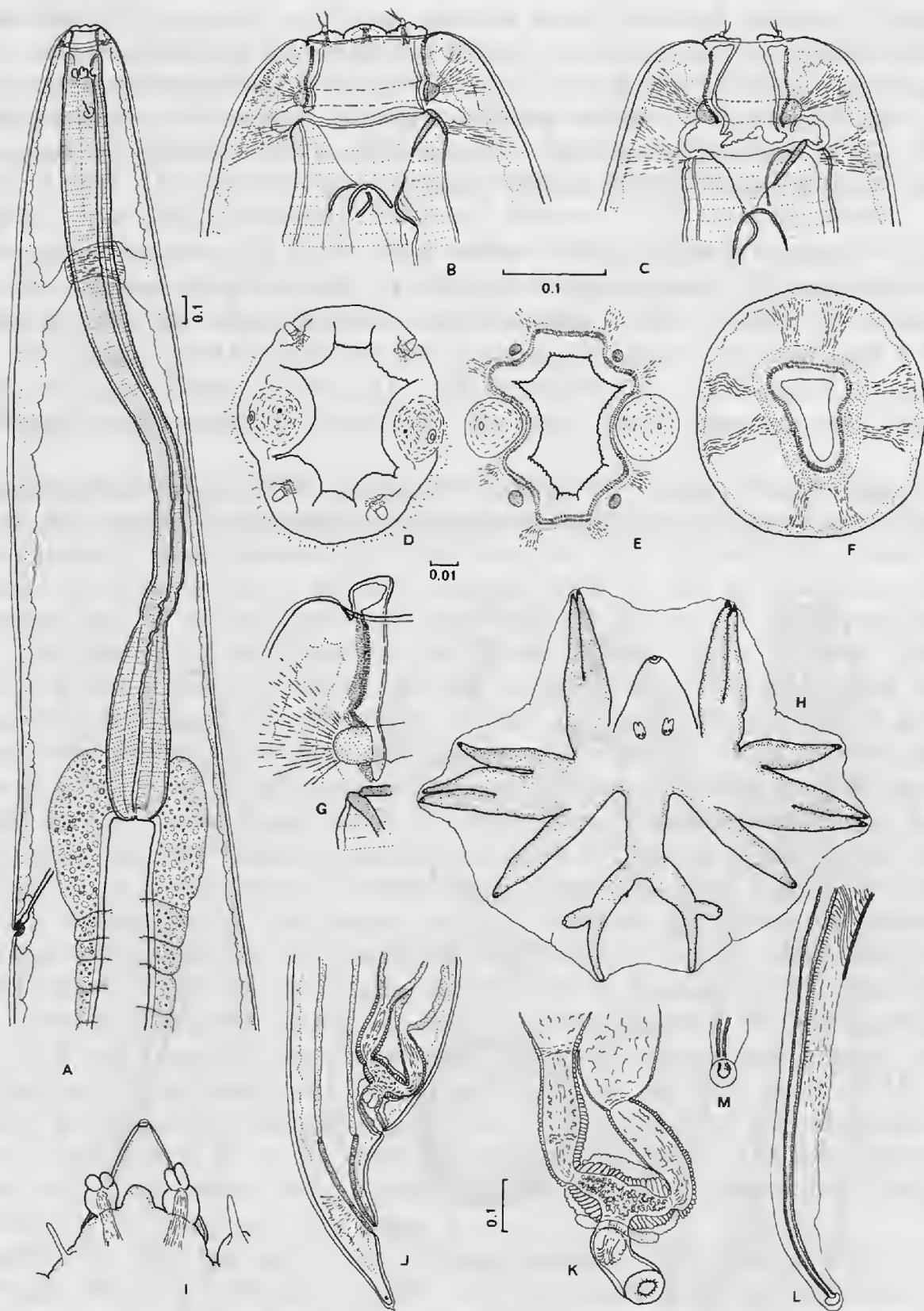


FIG. 3. — *Macropostrangylus yorkei* Baylis, 1927 : A, oesophageal region, lateral view ; B, buccal capsule, lateral view ; C, buccal capsule, median view ; D, mouth opening, apical view ; E, optical transverse section of anterior end of buccal capsule ; F, optical transverse section of buccal capsule at level of annulus ; G, optical section through wall of buccal capsule, lateral view ; H, bursa of male, apical view ; I, genital cone, dorsal view ; J, female tail, lateral view ; K, ovejector and vagina, ventral view ; L, spicule tip, lateral view ; M, extremity of spicule, ventral view. (A, J = 0.1 mm ; K = 0.1 mm ; B, C, F, H = 0.1 mm ; D, E, G, I, L, M = 0.01 mm.)

minal papilla ; posterior lip with paired bilobed projections and small median eminence ; posterior lip sometimes with additional slender projections. Spicules elongate, alate, spicule tip enlarged, spherical ; medial ala broad, transversely striated, margin of ala heavily sclerotised, ala diminishes in width gradually towards spicule tip ; lateral ala narrow, unstriated ; spicule tip slightly recurved ; gubernaculum absent ; central cordate and 2 lateral elongate thickenings of spicule sheaths present.

*Female* : Length 18.0-23.0 (21.0) ; width 0.96-1.15 (1.05) ; buccal capsule 0.09-0.13 (0.11)  $\times$  0.10-0.14 (0.12) ; œsophagus 2.9-3.6 (3.1) ; nerve ring to anterior end 0.90-1.10 (0.95) ; deirids to anterior end 0.42-0.53 (0.46) ; excretory pore to anterior end 3.4-4.2 (3.7) ; tail 0.34-0.38 (0.36) ; vulva to posterior end 0.82-0.99 (0.87) ; vagina vera 0.14-0.20 (0.16) ; egg 0.10-0.12 (0.11)  $\times$  0.05-0.06 (0.06). Tail short, conical ; vulva anterior to anus ; vagina vera extremely short ; vestibule transversely disposed ; egg ellipsoidal.

*Fourth stage larva* : Length 3.5-4.6 (4.2) ; width 0.23-0.32 (0.27) ; buccal capsule 0.030-0.040 (0.035)  $\times$  0.030-0.055 (0.042) ; œsophagus 0.98-1.05 (1.02) ; nerve ring to anterior

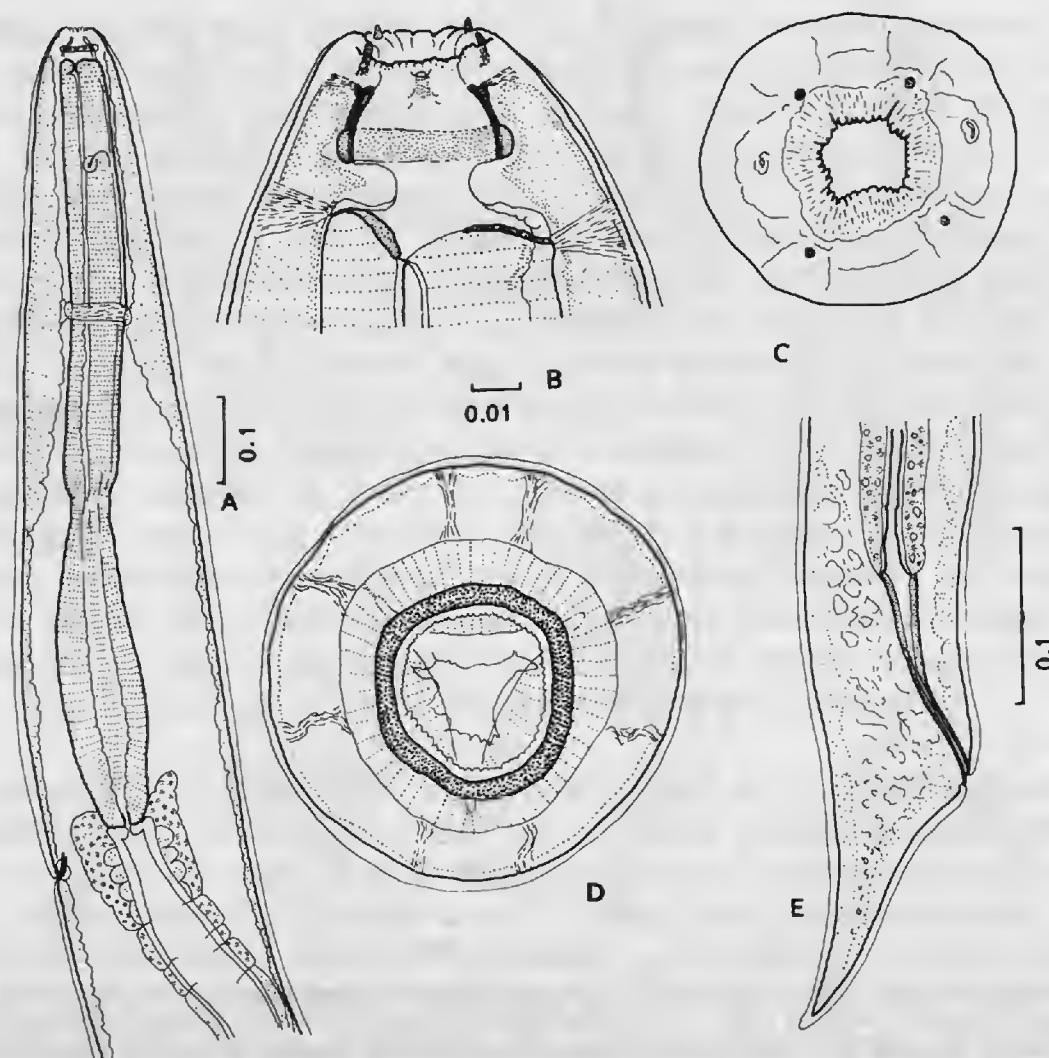


FIG. 4. — *Macropostrangylus yorkei*, fourth stage larva : A, œsophageal region, lateral view ; B, buccal capsule, lateral view ; C, mouth opening, apical view ; D, optical transverse section through buccal capsule at level of annulus ; E, tail. (A = 0.1 mm ; B, C, D = 0.01 mm ; E = 0.1 mm.)

end 0.34-0.39 (0.38) ; excretory pore to anterior end 0.92-1.27 (1.07) ; deirids to anterior end 0.28 ; tail 0.10-0.17 (0.15). Small nematodes ; mouth opening quadrangular, surrounded by striated and folded cuticle forming 4 lobes, 2 lateral and 2 median ; 4 conical submedian papillae and 2 amphids present. Buccal capsule wall well sclerotised ; buccal capsule cup-shaped in lateral view, circular in transverse section, with prominent annular thickening at base ; lining of buccal capsule pleated, appearing as striae in lateral view. Oesophageal corpus long, cylindrical ; isthmus indistinct ; bulb elongate, slender, lining not sclerotised ; anterior extremity of intestinal wall expanded, projecting anteriorly in pair of lobes ; nerve ring in anterior third of oesophagus ; deirids between buccal capsule and nerve ring ; excretory pore in region of oesophago-intestinal junction. Tail short, conical.

#### DISCUSSION

*M. yorkei* most closely resembles *M. macrostoma* in its large size, its large buccal capsule with only moderately prominent amphids, in the prominent annulus surrounding the buccal capsule and in having spicules shorter than 1.0 mm. *M. yorkei* is most readily distinguished by its extremely short spicules (0.68-0.76 mm), by the presence of a pair of alae on the spicule and by the spherical enlargement of the spicule tip. *M. yorkei* also differs from *M. macrostoma* in the shape of the buccal capsule which is wider than long in *M. yorkei* and has a more posterior annulus. In *M. yorkei*, the lip bearing the amphid does not extend posteriorly into the buccal capsule as a prominent projection as it does in *M. macrostoma* (and *M. petrogale*), the oesophagus is shorter in *M. yorkei* than in *M. macrostoma*, and the corpus is not divided into a prominent, broader anterior part and narrower posterior part. The dorsal ray of *M. yorkei* is more slender at its origin than that of *M. macrostoma*, and the lateral branches arise more posteriorly. The fourth stage larvae described above are attributed to *M. yorkei* even though they came from a natural infection in a multiply infected host. The larvae are clearly a species of *Macropostrongylus* because of the typical enlargement of the anterior extremity of the intestine, the muscle bands supporting the anterior extremity of the oesophagus and the double buccal capsule wall. The only other species of *Macropostrongylus*, apart from the abundant *M. yorkei* present in the host was *M. macropostrongylus*. Immature *M. macropostrongylus* present were much smaller than the larvae described, and in addition, the excretory pore in *M. macropostrongylus* is in the mid-oesophageal region, not in the region of the oesophago-intestinal junction as is the case in *M. yorkei* and in the larvae examined. The only other nematode present in the host examined was *Cloacina australis* (Yorke & Maplestone, 1926), and the larvae clearly do not belong to this genus.

*M. yorkei* has been reported previously from *Macropus agilis* (BAYLIS, 1934 : JOHNSTON and MAWSON, 1939 a, b ; MAWSON, 1977). The specimens originally described by BAYLIS (1927) were noted as coming from " *Macropus* sp., Townsville ", but other species coming from the same set of collections from the Tropical Institute of Health were collected from *Macropus agilis* (see BEVERIDGE, 1982). *M. yorkei* is a common parasite of *Macropus agilis* in north Queensland (SPEARE *et al.*, 1983), and is apparently restricted to this host species.

**Macropostrongylus macrostoma** Davey & Wood, 1938

(Figs 5, 6)

TYPES : Cotypes in BM n° 1939.1.10.108-30 and in CIH n° 635, from ?*Macropus robustus* Gould, 1841.

LOCATION IN HOST : Stomach.

MATERIAL EXAMINED : From *Macropus robustus* : Queensland : cotypes in BM. — From *Macropus parryi* (Bennet, 1835) : Queensland : 6 ♂, 8 ♀, Mt. Garnet, 15.X.1978, coll. I. BEVERIDGE (AHC 7605) ; 1 ♂, 39 ♀, Flora Valley Station via Reid River, 10.V.1979, coll. I. BEVERIDGE (AHC 7603, MNHN 522HD) ; 5 ♂, 19 ♀, Inkerman Station via Home Hill, 2.V.1978, 12.VII.1982, coll. I. BEVERIDGE (AHC 7615, 12063, 12085, 12281, 12362) ; 1 ♂, 2 ♀, Eidsvold, January, 1920, coll. T. L. BANCROFT (AHC 6007, 8668) ; 1 ♂, Mt. Elliot, 7.VII.1978, coll. I. BEVERIDGE (AHC 7610) ; 10 ♀, Charters Towers, 6.III.1978, coll. I. BEVERIDGE (AHC 7613) ; 1 ♂, 1 ♀, Townsville, 4.X.1978, coll. I. BEVERIDGE (AHC 7200) ; 1 ♂, Kirrama, 9.V.1979, coll. I. BEVERIDGE (AHC 7821) ; 1 ♂, 1 ♀, 60 km north of Rockhampton, 6.VII.1982, coll. I. BEVERIDGE (AHC 12064) ; 1 ♂, 2 ♀, 90 km north of Rockhampton, 6.VII.1982, coll. I. BEVERIDGE (AHC 12271).

DESCRIPTION

Large, robust worms, body covered with fine, regularly-spaced striations ; cephalic collar small ; mouth opening dorso-ventrally elongate, surrounded by 8 lip-like projections of peri-oral cuticle ; lateral lips large, bulbous, bearing amphid and tiny internal labial papilla, extending posteriorly into lumen of buccal capsule ; submedian lips small, non-striated, bearing conical submedian papillae, each with single seta arising from base of papilla ; dorsal and ventral lips of intermediate size, subequal, striated. Buccal capsule thick-walled, poorly sclerotised, straight sided in lateral and median views with annular thickening around middle ; anterior extremity of buccal capsule approximately 8 lobed in transverse section ; more posteriorly with only 2 lateral, single dorsal and single ventral lobes ; at level of annulus, buccal capsule approximately triangular in section, with apex ventral ; buccal capsule supported externally by 2 sets of 8 muscle bands extending from outer wall of buccal capsule to somatic muscles ; 2 dorsal, 2 ventral, 2 left lateral, 2 right lateral muscle bands ; major group insert anterior to annulus, smaller group insert at anterior extremity of buccal capsule. Oesophageal corpus long ; anterior extremity attached by 8 muscle bands to somatic muscles ; anterior part of corpus broad, posterior part slender ; isthmus slender ; bulb elongate, narrow, lining not sclerotised ; anterior extremity of intestine with enlarged intestinal cells ; nerve ring in anterior oesophageal region ; deirids anterior to nerve ring, simple ; excretory pore variable in position, in vicinity of oesophago-intestinal junction.

Male : Length 9.6-13.2 (11.0) ; width 0.42-0.58 (0.51) ; buccal capsule 0.10-0.13 (0.12) × 0.10-0.13 (0.11) ; oesophagus 3.1-4.1 (3.5) ; nerve ring to anterior end 0.44-0.46 (0.51) ; deirids to anterior end 0.22-0.25 (0.24) ; excretory pore to anterior end 3.0-3.5 (3.3) ; spicules 1.02-1.12 (1.06). Dorsal lobe of bursa short, equal to or slightly shorter than lateral lobes, covered with prominent striae ; ventral lobes joined ventrally ; lateral

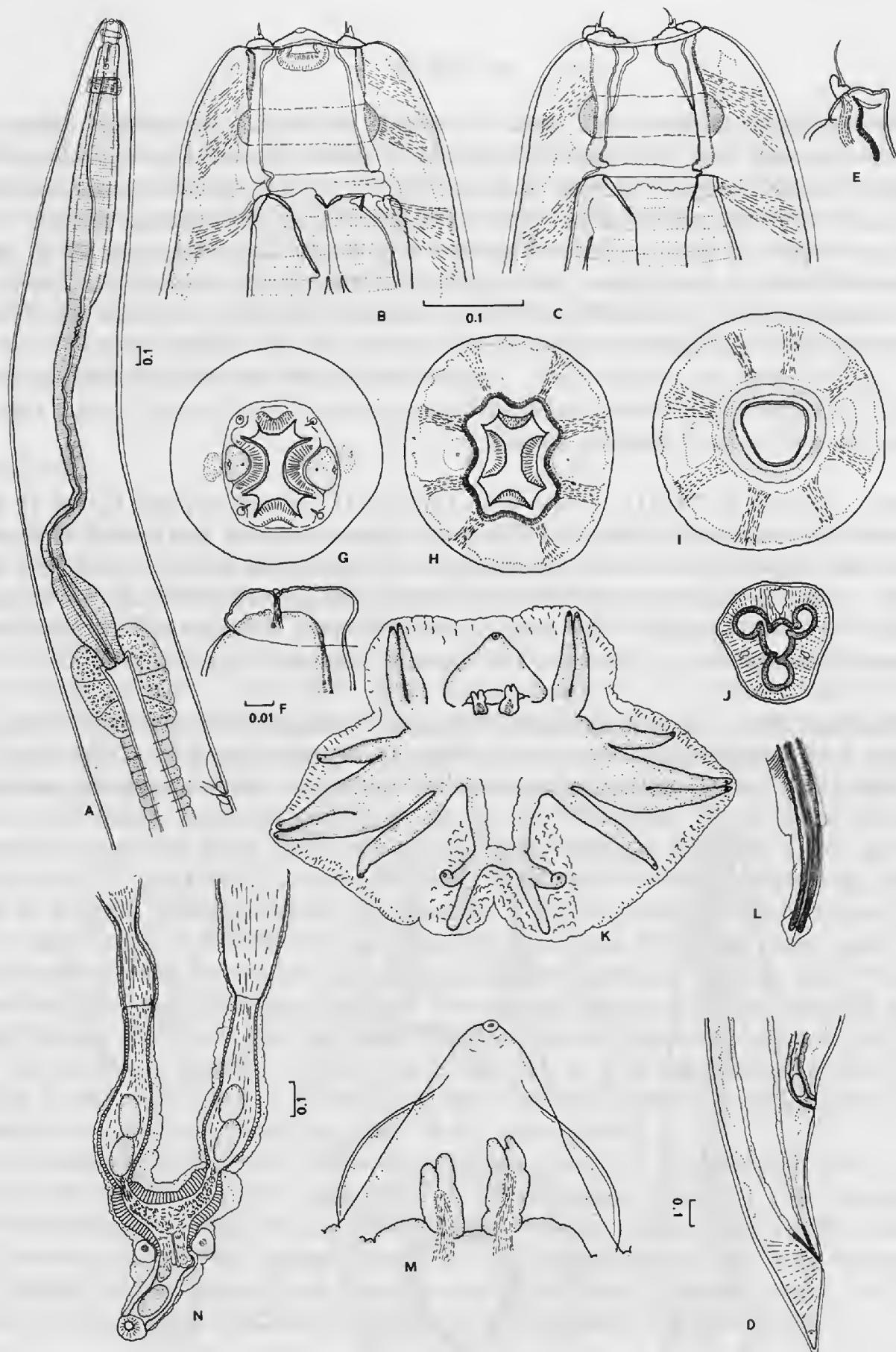


FIG. 5. — *Macropostrongylus macrostoma* Davey & Wood, 1938 : A, oesophageal region, lateral view ; B, buccal capsule, lateral view ; C, buccal capsule, median view ; D, female tail, lateral view ; E, optical section through submedian papillae and buccal capsule wall, median view ; F, optical section through amphid and lip, median view ; G, mouth opening, apical view ; H, optical transverse section through buccal capsule anterior section ; I, optical transverse section through buccal capsule at level of annulus ; J, transverse section through oesophageal corpus ; K, bursa of male, apical view ; L, spicule tips, ventral view ; M, genital cone, dorsal view ; N, ovejector and vagina, ventral view. (A = 0.1 mm ; B, C, G, H, I, J, K = 0.1 mm ; D = 0.1 mm ; E, F, L, M = 0.01 mm ; N = 0.01 mm.)

lobes with radially arranged striae close to margin of bursa ; sclerotised bosses absent. Ventral rays apposed, not quite reaching margin of bursa ; posterolateral and mediolateral rays apposed, reach margin of bursa ; externolateral ray short, divergent, not reaching margin of bursa ; externodorsal ray arises close to lateral trunk, not reaching margin of bursa ; dorsal ray extremely broad at origin, dividing at mid-length, main branches reach margin of bursa ; lateral branches short, stout, arise at or immediately after main bifurcation. Anterior lip of genital cone prominent, with single terminal papilla ; posterior lip with paired bilobed projections. Spicules elongate, alate, united at tip when extruded ; spicule tip enlarged, quadrilateral in median view ; spicule ala striated, terminates anterior to spicule tip ; spicule tips slightly recurved ; gubernaculum absent ; central cordate and 2 lateral elongate thickenings of spicule sheaths present.

*Female* : Length 24-39 (31) ; width 0.76-1.03 (0.91) ; buccal capsule 0.12-0.18 (0.15)  $\times$  0.13-0.16 (0.14) ; œsophagus 4.3-4.9 (4.7) ; nerve ring to anterior end 0.48-0.74 (0.61) ; deirids to anterior end 0.24-0.35 (0.30) ; excretory pore to anterior end 3.7-5.3 (4.5) ; tail 0.34-0.50 (0.42) ; vulva to posterior end 0.80-1.22 (1.00) ; vagina vera 0.22-0.26 (0.24) ; egg 0.10-0.11 (0.10)  $\times$  0.05-0.06 (0.05). Tail short, conical ; vulva immediately anterior to anus ; vagina vera extremely short ; vestibule transversely disposed ; egg ellipsoidal.

*Fourth stage larva* : Single specimen examined. Length 8.2 ; width 0.47 ; buccal capsule 0.04  $\times$  0.05 ; œsophagus 1.55 ; nerve ring to anterior end 0.41 ; excretory pore to anterior end 1.65 ; deirids to anterior end 0.31 ; tail 0.36. Mouth opening quadrangular,

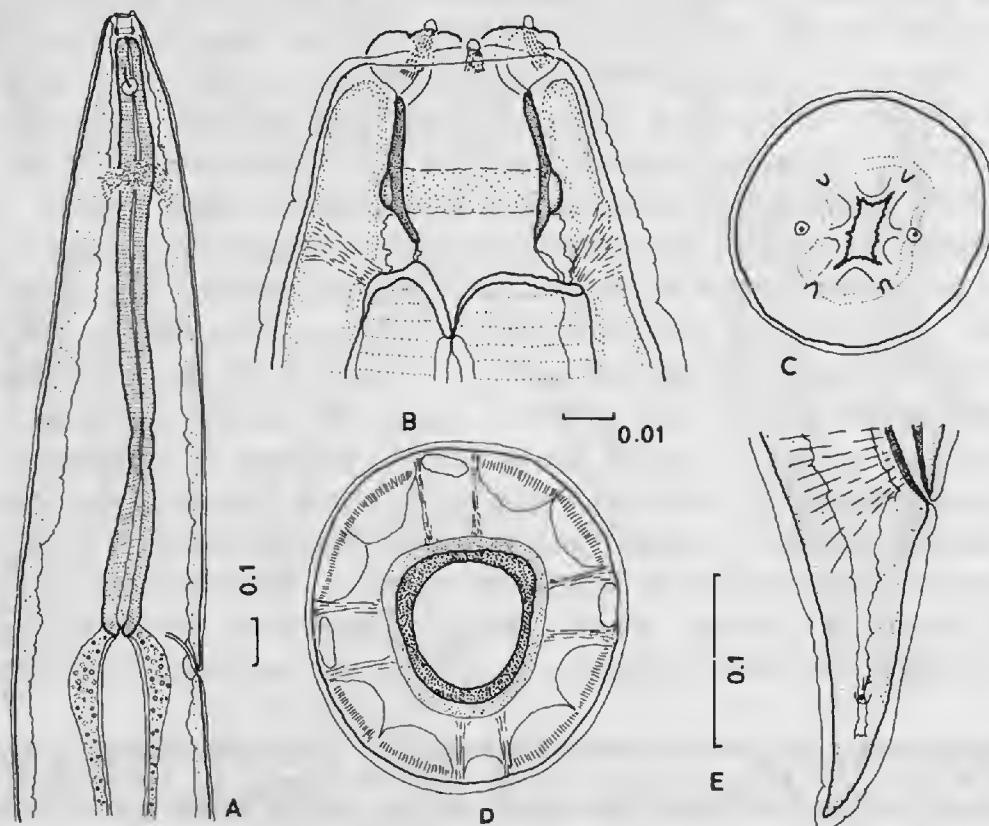


FIG. 6. — *Macropostrongylus macrostoma*, fourth stage larva : A, œsophageal region, lateral view ; B, buccal capsule, lateral view ; C, mouth opening, apical view ; D, optical section through buccal capsule at level of annulus ; E, tail, lateral view. (A = 0.1 mm ; B, C, D = 0.01 mm ; E = 0.1 mm.)

with 1 dorsal, 1 ventral and 2 lateral, ill-defined lips ; 4 submedian papillae without setae and 2 amphids present ; buccal capsule thick-walled, well sclerotised, with annular thickening in posterior part ; buccal capsule straight-sided in lateral view, oval in transverse section at level of annulus, attached to somatic musculature by 8 fine muscle bands, 2 dorsal, 2 ventral, 2 on each side. Oesophagus elongate slender ; corpus of uniform thickness ; bulb slender ; anterior part of intestinal wall thickened ; nerve ring in anterior oesophageal region ; deirids posterior to buccal capsule ; excretory pore at level of oesophago-intestinal junction ; tail short, conical ; genital primordium (♀) composed of vestigial ovejector and 2 elongate, undifferentiated uterine branches.

#### DISCUSSION

The characters of the buccal capsule and mouth opening with a prominent annulus surrounding the buccal capsule and amphids on projections the same height as the submedian papillae separate *M. macrostoma* from *M. macropostrongylus* and *M. lesouefi*. The length of the spicules (1.02-1.12 mm) separates the species from *M. petrogale* (0.41-0.56 mm), *M. yorkei* (0.68-0.76 mm) and *M. spearei* n. sp. (1.64-2.43 mm). Other features separating *M. macrostoma* from *M. yorkei* have been discussed above. *M. macrostoma* is separated from *M. spearei* by the morphology of the oesophagus which in *M. macrostoma* has a characteristically thickened anterior region to the oesophageal corpus followed by a narrow posterior region, by the characteristic arrow-shaped spicule tips, and by the extremely broad dorsal ray with lateral branches arising at the main bifurcation. In addition, the vestibule is transversely disposed in *M. macrostoma*, but longitudinally disposed in *M. spearei*.

DAVEY and WOOD (1938) gave as the host of *M. macrostoma* "Macropus robustus", collected at Yabulu, near Townsville, Queensland. No *M. macrostoma* has been found in any of the specimens of *M. robustus* subsequently examined from this same region, though *M. macrostoma* occurs commonly in sympatric *Macropus parryi*. DAVEY and WOOD (1938) also described *Rugostrongylus labiatus* and *Pharyngostrongylus ornatus* from the same animal. BEVERIDGE (1982) pointed out that neither occur in *Macropus robustus* at the type locality, but both are common in *Macropus parryi*. It was suggested that an error had been made in the identification of the host, and for this reason *Macropus parryi* and not *M. robustus* is considered to be the host of *M. macrostoma*.

*M. macrostoma* is the only species of the genus occurring in *Macropus parryi*, and for this reason the moulting fourth stage larva described above, which is clearly a species of *Macropostrongylus* is attributed to it. The features of the buccal capsule with a sclerotised wall and annulus support the suggestion made above that the sclerotised type of buccal capsule represented in the larval form indicates a plesiomorphic character state, and that the non-sclerotised buccal capsule which replaces it in the adult is apomorphic.

**Macropostrongylus spearei n. sp.**

(Fig. 7)

**TYPES :** Holotype ♂, allotype ♀ from *Macropus robustus* Gould, 1841, Harvest Home Station, via Charters Towers, Queensland, 3.III.1983, coll. R. SPEARE, in SAM n°s V3566, V3567. Paratypes : same data, 5 ♂, 5 ♀, in SAM n°s 3568-3577 ; 3 ♂, 3 ♀, in MNHN n° 531HD ; 16 ♂, 48 ♀, in AHC n°s 13498-13503.

**LOCATION IN HOST :** Stomach.

**MATERIAL EXAMINED :** Types.

**DESCRIPTION**

Large, robust worms ; body covered with fine regularly-spaced striations ; cephalic collar small ; mouth opening dorso-ventrally elongate, surrounded by 8 striated lip-like projections of peri-oral cuticle ; lateral lips large, bulbous, bearing amphid and tiny internal labial papilla ; submedian lips of intermediate size, striated, bearing conical submedian papillae each with single seta arising from base of papilla ; dorsal and ventral lips smallest, bilobed. Buccal capsule thick-walled, non-sclerotised, straight sided in median and lateral views, with surrounding annulus in posterior half ; anterior part of buccal capsule asymmetrical in transverse section, approximately 8 sided, narrower ventrally ; posterior part of buccal capsule approximately triangular in transverse section with apex ventral ; buccal capsule supported externally by 2 sets of 8 muscle bands extending from buccal capsule to somatic muscles, 2 dorsal, 2 ventral, 2 left lateral and 2 right lateral ; anterior set of muscles attached in mid-region of buccal capsule, posterior set around annulus. Oesophageal corpus long, cylindrical, anterior extremity of corpus attached by 8 muscle bands to somatic muscles ; corpus with 3 sclerotised lappets at anterior end ; oesophageal bulb elongate, lining not sclerotised ; anterior extremity of intestine thickened with enlarged intestinal cells ; nerve ring in anterior oesophageal region ; deirids anterior to nerve ring, simple ; excretory pore in region of oesophago-intestinal junction.

**Male :** Length 9.3-11.1 (10.4) ; width 0.50-0.71 (0.61) ; buccal capsule 0.07-0.09 (0.08) × 0.08-0.11 (0.10) ; oesophagus 2.7-3.2 (2.9) ; nerve ring to anterior end 0.53-0.64 (0.59) ; deirids to anterior end 0.21-0.28 (0.24) ; excretory pore to anterior end 2.4-3.1 (2.8) ; spicules 1.64-2.43 (2.13). Dorsal lobe of bursa equal to or slightly longer than lateral lobes ; ventral lobes joined ventrally ; all lobes covered with prominent striae ; sclerotised bosses absent. Ventral rays apposed, not quite reaching margin of bursa ; posterolateral and mediolateral rays apposed, reach margin of bursa ; externolateral ray short, divergent, does not reach margin of bursa ; externodorsal ray arises close to lateral trunk ; dorsal ray slender, divided at 1/3 length into 2 slender arcuate branches which do not reach margin of bursa ; lateral branches short arising at or immediately after main bifurcation, end in small projections on internal surface of bursa. Anterior lip of genital cone prominent with single terminal papilla ; posterior lip with 2 bilobed appendages ; 2 pairs of small

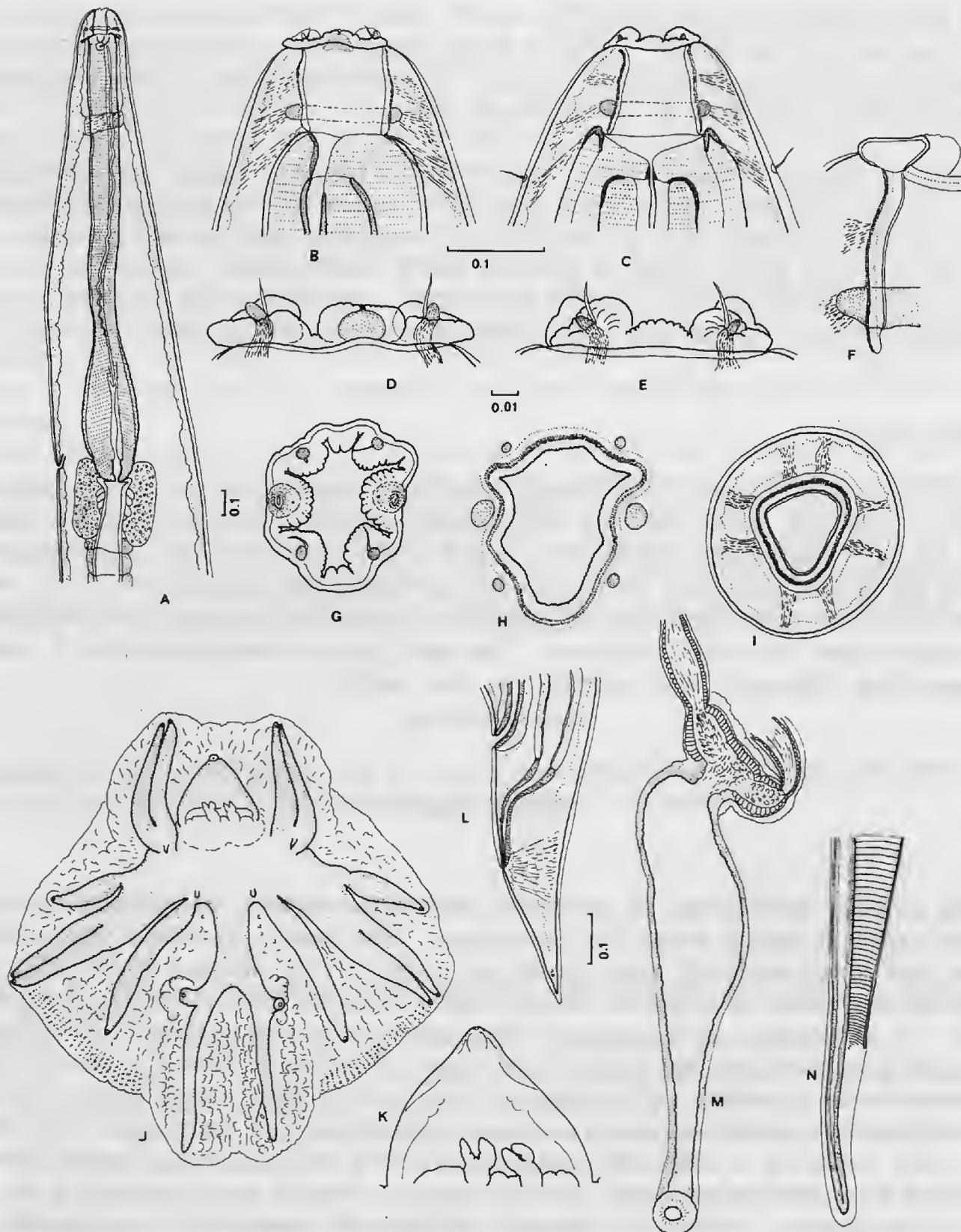


FIG. 7. — *Macropostrongylus spearei* n. sp. : A, oesophageal region, lateral view ; B, buccal capsule, lateral view ; C, buccal capsule, median view ; D, cephalic papillae, lateral view ; E, cephalic papillae, median view ; F, optical section through buccal capsule wall, lateral view ; G, mouth opening, apical view ; H, optical transverse section through buccal capsule at anterior end ; I, optical transverse section through buccal capsule at level of annulus ; J, bursa of male, apical view ; K, genital cone, dorsal view ; L, female tail, lateral view ; M, vagina and ovejector, ventral view ; N, spicule tip, lateral view. (A = 0.1 mm ; B, C, I, J = 0.1 mm ; D, E, F, G, H, K, N = 0.01 mm ; L, M = 0.1 mm.)

conical appendages present on internal surface of bursa, 1 pair either side of genital cone, other below origin of dorsal ray. Spicules elongate, alae striated, terminate close to spicule tip; spicule tip blunt, not enlarged or recurved; gubernaculum absent; central cordate and 2 elongate lateral thickenings of spicule sheaths present.

*Female* : Length 6.0-18.0 (16.9); width 0.70-1.15 (0.91); buccal capsule 0.06-0.10 (0.09) × 0.06-0.12 (0.09); œsophagus 2.8-4.1 (3.7); nerve ring to anterior end 0.06-0.70 (0.65); deirids to anterior end 0.15-0.36 (0.23); excretory pore to anterior end 2.3-3.6 (2.9); tail 0.22-0.42 (0.34); vulva to posterior end 0.55-0.79 (0.67); vagina vera 0.55-1.40 (1.02); egg 0.050-0.060 (0.056) × 0.025-0.030 (0.028). Tail short, conical; vulva immediately anterior to anus; vagina vera long; vestibule longitudinally disposed; egg ellipsoidal.

#### DISCUSSION

*M. spearei* n. sp. is most easily distinguished from congeners by its long spicules (1.64-2.43 mm). The long vagina vera and longitudinally disposed vestibule separate it from all species except *M. macropostrongylus*, from which it differs in the shape of the buccal capsule and the lack of prominent conical projections bearing the amphids.

*M. spearei* has been found only in *Macropus robustus*, and is common in this host species in inland areas of north Queensland. The new species is named after Dr. R. SPEARE, of James Cook University, who collected the new species.

#### CONCLUSION

The cephalic morphology of species of *Macropostrongylus*, as indicated earlier by MAWSON (1977) is unique within the Cloacininae. The mouth opening is dorso-ventrally elongate and is surrounded by eight lip-like projections of the peri-oral cuticle which bear the papillæ and extend as ridges for varying lengths along the internal surface of the buccal capsule. In all species a distinct internal labial papilla is present internal to the amphid, a feature not previously reported in the Cloacininae. The buccal capsule is non-sclerotised and non-refractile in nature and is supported externally by eight muscle bands. In transverse section it is basically triangular in shape, with the apex of the triangle directed ventrally. This symmetry is sometimes partly obscured by the lips, as the buccal capsule is eight lobed at its anterior extremity, but the triangular shape is usually evident in the mid-region of the capsule. Neither the symmetry of the buccal capsule nor its supporting musculature have been described in detail previously, but the two characters are of taxonomic importance and clearly link *Macropostrongylus* with *Trigonostonema* Beveridge, 1981, and *Monilonema* Beveridge & Johnson, 1981, two other genera of the Macropostrongylinea Lichtenfels, 1980, which share the same morphological characters.

The fourth stage of both *M. macrostoma* and *M. yorkei* have buccal capsules quite unlike those of the adults. In the larvae of both species the buccal capsule is circular in

cross section, the wall is well sclerotised with a prominent median annulus and the supporting muscles are absent. The larval buccal capsule therefore resembles that found in adults of the genera *Coronostrongylus* Johnston & Mawson, 1939, *Popovastrongylus* Mawson, 1977, and *Thylonema* Beveridge, 1981, all belonging to the Macropostrongylinea. The evidence therefore suggests that the non-sclerotised buccal capsule supported externally by muscle bands has evolved from the sclerotised buccal capsule with a prominent annulus.

*Macropostrongylus macrostoma*, *M. petrogale* and *M. yorkei* are unique in the Cloacinae in having the vestibule of the ovejector arranged transversely, thereby resembling the Type I or Y-shaped ovejector of LICHTENFELS (1980) rather than the Type II or J-shaped which characterises the Cloacinae. In spite of their different orientation, they resemble Type II ovejectors in that they have a well developed vestibule and very poorly developed infundibula, the latter often so poorly developed that they are barely distinguishable from the uteri. They are therefore considered to be Type II ovejectors, though modified in their orientation.

The generic definition given by MAWSON (1977) requires no major changes apart from addition of details of the symmetry of the buccal capsule and the supporting musculature. MAWSON (1977) stated in the generic definition that a gubernaculum was present, however this is not the case and the structure mistaken for a gubernaculum was probably the central cordate thickening of the spicule sheaths. The same structure occurs in other tribes of the Cloacinae and has in the past been mistaken for a gubernaculum (BEVERIDGE, 1982, 1983).

#### Acknowledgments

Thanks are due to R. SPEARE and S. BARKER who collected the new species described in this paper, and to D. M. SPRATT who commented on a draft of the manuscript.

#### REFERENCES

- BAYLIS, H. A., 1927. — Some new parasitic nematodes from Australia. *Ann. Mag. nat. Hist.*, Ser. 9, **20** : 214-225.  
— 1934. — Some parasitic worms from Australia. *Parasitology*, **26** : 129-132.
- BEVERIDGE, I., 1982. — A taxonomic revision of the Pharyngostrongylinea Popova (Nematoda : Strongyoidea) from macropodid marsupials. *Aust. J. Zool.*, Suppl. Ser., **83** : 1-150.  
— 1983. — Taxonomic revision of the Zoniolaiminea (Popova) (Nematoda : Strongyoidea) from macropodid marsupials. *Aust. J. Zool.*, Suppl. Ser., **91** : 1-88.
- DAVEY, D. G., and W. A. WOOD, 1938. — Some species of Trichoneminae (Nematoda) from Australian kangaroos. *Parasitology*, **30** : 258-266.
- JOHNSTON, T. H., and P. M. MAWSON, 1939a. — Sundry nematodes from eastern Australian marsupials. *Trans. R. Soc. S. Aust.*, **63** : 204-209.
- JOHNSTON, T. H., and P. M. MAWSON, 1939b. — Strongylate nematodes from Queensland marsupials. *Trans. R. Soc. S. Aust.*, **63** : 121-148.
- JOHNSTON, T. H., and P. M. MAWSON, 1939c. — Strongylate nematodes from marsupials in New South Wales. *Proc. Linn. Soc. N. S. Wales*, **64** : 513-536.

- JOHNSTON, T. H., and P. M. MAWSON, 1940. — On a collection of nematodes from Australian marsupials. *Rec. Aust. Mus.*, **20** : 360-366.
- LICHENFELS, J. R., 1980. — Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates No. 7. Key to the genera of the superfamily Strongyoidea. Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal, England.
- MAWSON, P. M., 1977. — Revision of the genus *Macropostrongylus* and descriptions of three new genera : *Popovastrongylus*, *Dorcopsinema* and *Arundelia* (Nematoda : Trichonematidae). *Trans. R. Soc. S. Aust.*, **101** : 51-62.
- SPEARE, R., I. BEVERIDGE, P. M. JOHNSON, and L. A. CORNER, 1983. — Parasites of the agile wallaby, *Macropus agilis* (Marsupialia). *Aust. Wildl. Res.*, **10** : 89-96.
- YORKE, W., and P. A. MAPLESTONE, 1926. — The Nematode Parasites of Vertebrates. J. and A. Churchill, London.

# A redescription of *Echinocephalus uncinatus* Molin, 1858 (Nematoda, Gnathostomoidea) from European rays, *Dasyatis pastinaca* (Linnaeus, 1758)

by Ian BEVERIDGE

**Abstract.** — Specimens of *Echinocephalus* Molin, 1858 from *Dasyatis pastinaca* (Linnaeus, 1758) from the Black sea are described and attributed to *E. uncinatus* Molin, 1858. Additional morphological data are given on *E. spinosissimus* (Linstow, 1905) from elasmobranchs from the Indian ocean. Both species are considered valid. They differ in the length of the spicules, the shape of the spicule tip and the ornamentation of the alae on the male tail.

**Résumé.** — Des spécimens d'*Echinocephalus* Molin, 1858 provenant de *Dasyatis pastinaca* (Linnaeus, 1758) de la mer Noire sont décrits et attribués à *E. uncinatus* Molin, 1858. Les compléments morphologiques donnés sur *E. spinosissimus* (Linstow, 1905) provenant de deux espèces de sélaciens de l'océan Indien montrent que les deux espèces de nématodes sont valides. Elles sont différenciées par la longueur et la morphologie des spicules et par l'ornementation de la queue du mâle.

I. BEVERIDGE, Laboratoire des Vers, associé au CNRS, Muséum national d'Histoire naturelle, 61, rue Buffon, 75231 Paris cedex 05.

For many years, confusion has existed in the literature over the distinction between *Echinocephalus uncinatus* Molin, 1858, and *E. spinosissimus* (Linstow, 1905), both parasitic in the spiral valve of elasmobranchs. BAYLIS and LANE (1920), the first workers to review the genus maintained the two species as distinct, but applied the name *uncinatus* to a larval stage and *spinosissimus* to an adult male both described originally from the same host from the Adriatic by MOLIN (1858) under the single name *uncinatus*. *E. spinosissimus* was described initially from rays from the Gulf of Manaar, India, but was considered a synonym of *uncinatus* by MILLEMAN (1963) and subsequent authors (TRONCY, 1969 ; KO, 1975 ; DEARDORFF *et al.*, 1981) have generally accepted this synonymy. BAYLIS and LANE (1920) provided an adequate description of *E. spinosissimus*, however, the only description of the adult of *E. uncinatus* remains the very inadequate description of MOLIN (1858, 1861). Since a detailed redescription of adult *E. uncinatus* from new material should allow the question of the synonymy of the two species to be resolved, the opportunity is taken here of describing specimens from European elasmobranchs. The specimens are attributed to *E. uncinatus* and they are distinct from *E. spinosissimus*.

Material was examined from the collections of the Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (MNHN) and the British Museum (Natural History), London (BM). Measurements are given in the text in millimetres. The nomenclature of the hosts follows KREFFT and STEHMANN (1973) and CAMPAGNO and ROBERTS (1982).

**Echinocephalus uncinatus Molin, 1858**

(Figs. 1-2)

MATERIAL EXAMINED : From *Dasyatis pastinaca* (Linnaeus, 1758) (syn. *Trygon pastinaca*), spiral valve, Agigea, Black Sea, Rumania, collected 10-23.VIII.1949, N. BACESCO, in MNHN N439 340MC, slides NVII 11-14 ; 2 ♂, 3 ♀.

**DESCRIPTION**

Large, stout nematodes ; body unarmed, covered with fine transverse striations ; tail of male forming loose spiral, tail of female straight. Mouth opening dorso-ventrally elongate, with 2 elongate, lateral pseudolabia ; lateral part of pseudolabium bulbous, almost rectangular in apical view with large amphid and double cephalic papilla on either side ; medial part of pseudolabium elongated dorsoventrally, trilobed ; each lobe bears 2 cuticular thickenings or "teeth" along external edges ; thickenings of opposite pseudolabia interlock ; teeth of dorsal and ventral lobes of pseudolabia visible only in median or oblique views of head, but may give appearance of small supernumerary interlocking teeth in slightly oblique apical views of head ; posterolateral surface of each pseudolabium with distinct cuticular serrations ; small dorsal and ventral interlabia present between pseudolabia, only clearly visible in specimens with pseudolabia fully everted, otherwise hidden between pseudolabia and bulb ; pseudolabia triangular in shape with small additional triangular projection at either side of apex. Cephalic bulb prominent, armed with numerous rows of small uncinate spines ; anterior rows incomplete, restricted to dorsal and ventral aspects of bulb ; rows of spines frequently discontinuous in mid-bulb region ; buccal capsule weakly developed, compressed laterally ; oesophagus elongate, clavate, divided into anterior muscular and posterior glandular parts ; nerve ring in anterior oesophageal region, immediately posterior to cephalic bulb ; 4 balloonets present ; deirid domed, immediately posterior to nerve ring ; 4 cervical sacs extend from cephalic bulb to mid-region of oesophagus. Tail conical, blunt ; tip without ornamentation.

*Male* : Total length 31, 40 ; maximum width 0.78, 0.84 ; cephalic bulb 0.47, 0.50 × 0.57, 0.80, armed with 38, 40 major rows of spines, followed by 4, 6 rows of very small spines, irregularly arranged in incomplete rows ; length of spines of major rows 0.011-0.013 (0.012) ; oesophagus 4.9, 5.6 long ; anterior muscular region 2.2, 2.4 long, posterior glandular region 2.5, 3.4 long ; nerve ring 0.80, 0.85 from anterior end ; deirids 1.30, 1.43 from anterior end ; cervical sacs extend 2.5, 2.55 beyond cephalic bulb ; tail 0.50, 0.60 long ; spicules subequal 1.00, 1.25 long, stout, striated, tapering to blunt tip ; gubernaculum present, V shaped in lateral view ; prominent alae on male tail, commencing 0.80, 0.90 anterior to tip of tail ; prominent rugose area on alae and tail, extending from second pair of caudal papillae to post-anal cluster of papillae ; bosses of rugose area arranged in transverse rows, fine, regular in shape ; ventral region of body between rugose areas and anterior to alae without bosses but with coarse striae approximately 0.010 apart ; dorsal region of body

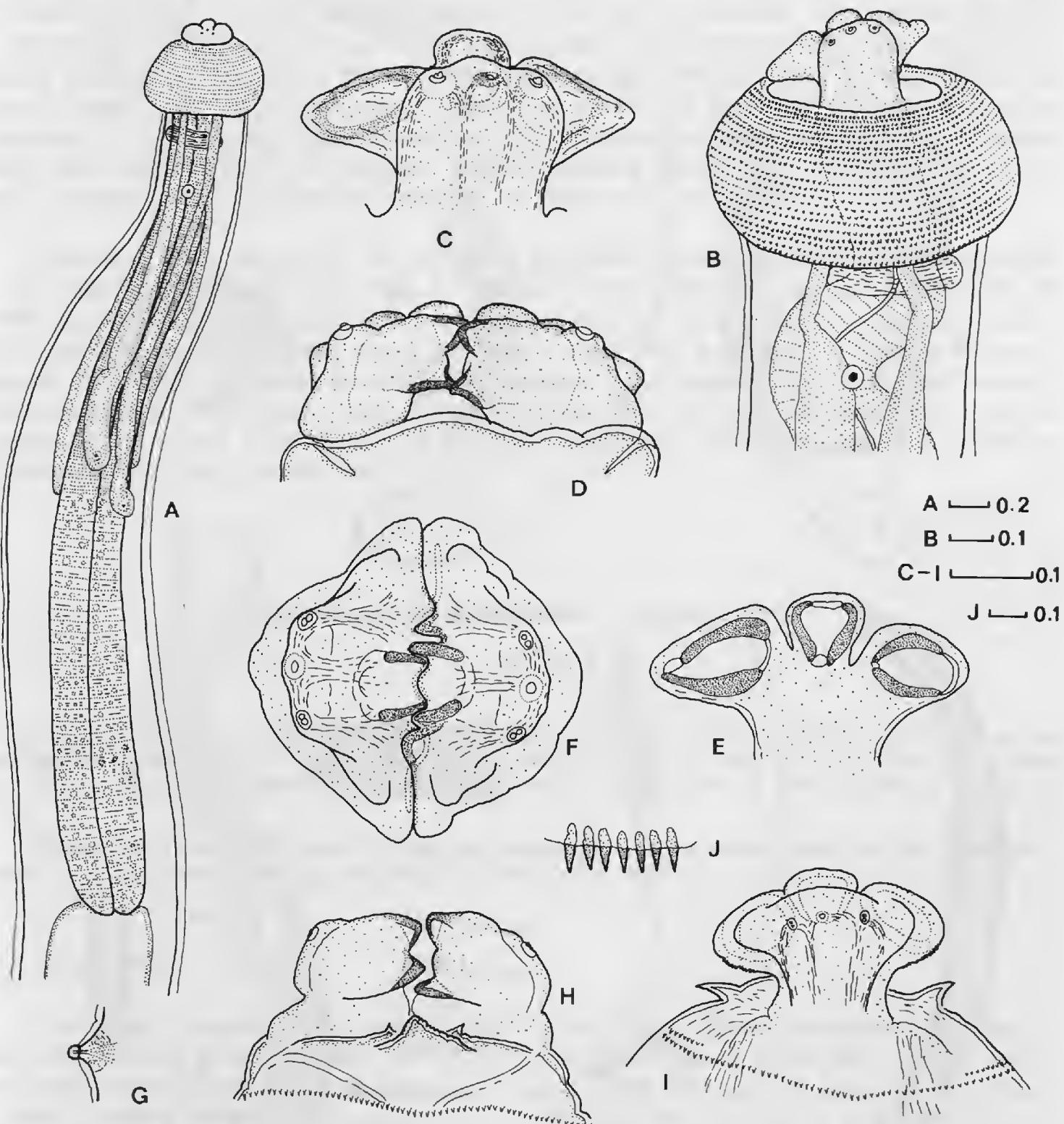


FIG. 1. — *Echinocephalus uncinatus* Molin, 1858. A, oesophageal region, lateral view; B, cephalic extremity, lateral view; C, pseudolabium, lateral view; D, pseudolabium, median view; E, pseudolabium, view of internal (medial) surface; F, pseudolabia, apical view; G, deirid, median view; H, pseudolabia fully extended beyond cephalic bulb, showing interlabia, median view; I, pseudolabia extended beyond cephalic bulb, lateral view, showing interlabia; J, spines of cephalic bulb. (Scale lines in mm.)

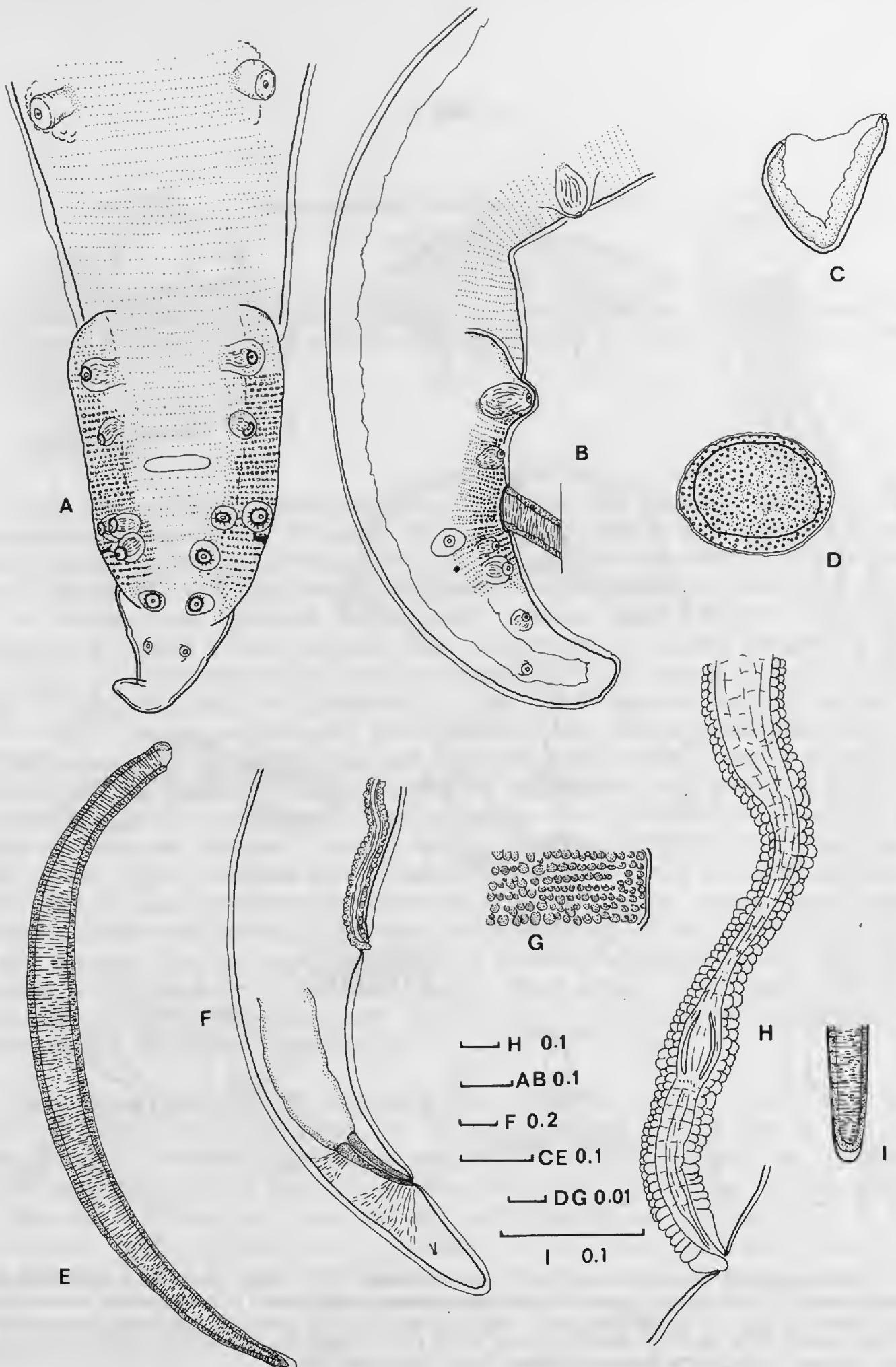


FIG. 2. — *Echinocephalus uncinatus* Molin, 1858. A, male tail, ventral view ; B, male tail, lateral view ; C, gubernaculum, lateral view ; D, egg ; E, spicule, lateral view ; F, female tail, lateral view ; G, detail of rugose area of male tail, ventral view ; H, female, vulva and vagina, lateral view ; I, spicule tip, lateral view. (Scale lines in mm.)

with striae only 0.002-0.003 apart ; striae change from coarse to fine along lateral margins of body ; 8 pairs of caudal papillae present in addition to phasmids ; first pair of papillae well anterior to alae ; second and third pair pre-anal, situated on lateral alae, second pair much larger than third pair ; fourth, fifth and sixth pairs form a cluster immediately posterior to anus, with fourth pair most lateral, and sixth most medial ; fifth pair of papillae smallest of series ; seventh pair of papillae small, situated posterior to remainder, at posterior end of alae ; eighth pair smallest, midway between seventh pair of papillae and tip of tail ; phasmids tiny, immediately posterior to fourth pair of papillae.

*Female* : Total length 25, 30, 25 (third specimen fragments only) ; maximum width 0.98, 1.00, 1.18 ; cephalic bulb 0.36, 0.57, 0.60 × 0.63, 0.80, 0.92 ; armed with 36, 37, 38 rows of spines ; spines 0.010 long ; oesophagus 5.2, 5.7 long ; anterior muscular region 2.4 long ; posterior glandular region 2.8 long ; nerve ring 0.60, 0.75 from anterior end ; deirids 0.78, 1.3, 1.4 from anterior end ; cervical sacs extend 2.7, 3.6 beyond cephalic bulb ; tail 0.50, 0.90 long, conical, blunt ; vulva 1.4, 2.5 from posterior end ; vagina (sphincter to vulva) 0.50, 0.55 long ; uterus prodelphic, didelphic ; egg oval, 0.045 × 0.035 with irregularly pitted shell.

### **Echinocephalus spinosissimus (Linstow, 1905)**

(Fig. 3)

MATERIAL EXAMINED : From *Himantura imbricata* (Bloch and Schneider, 1801) (syn. *Trygon walga* Müller and Henle, 1841) : Ceylon, coll. T. SOUTHWELL, in BM n° 1960.1176. — From *Urogymnus asperimus* (Bloch and Schneider, 1801) : Ceylon, coll. T. SOUTHWELL, in BM n° 1920.5.3.9-12, 3 ♂, 1 ♀.

BAYLIS and LANE (1920) gave an adequate description of this species based on the same specimens. The following details are additional to their description.

#### **DESCRIPTION**

Two large triangular pseudolabia present ; lateral aspect of each pseudolabium bulbous, rounded, bearing central amphid with paired cephalic papillae on either side ; medial aspect of pseudolabium trilobed, dorso-ventrally elongate ; each lobe bears 2 cuticular thickenings ("teeth") along external edges ; thickenings of medial lobe interlock to give appearance of teeth in apical view ; thickenings or teeth of dorsal and ventral lobes of pseudolabia clearly visible only in median or oblique views of head, but in oblique views may appear as indistinct supernumerary teeth ; small triangular dorsal and ventral triangular interlabia present between pseudolabia.

*Male* : Spicules subequal, long, covered with fine, transverse striations ; tip blunt, broad, non-striated ; gubernaculum present, heavily sclerotised, triangular in lateral view,

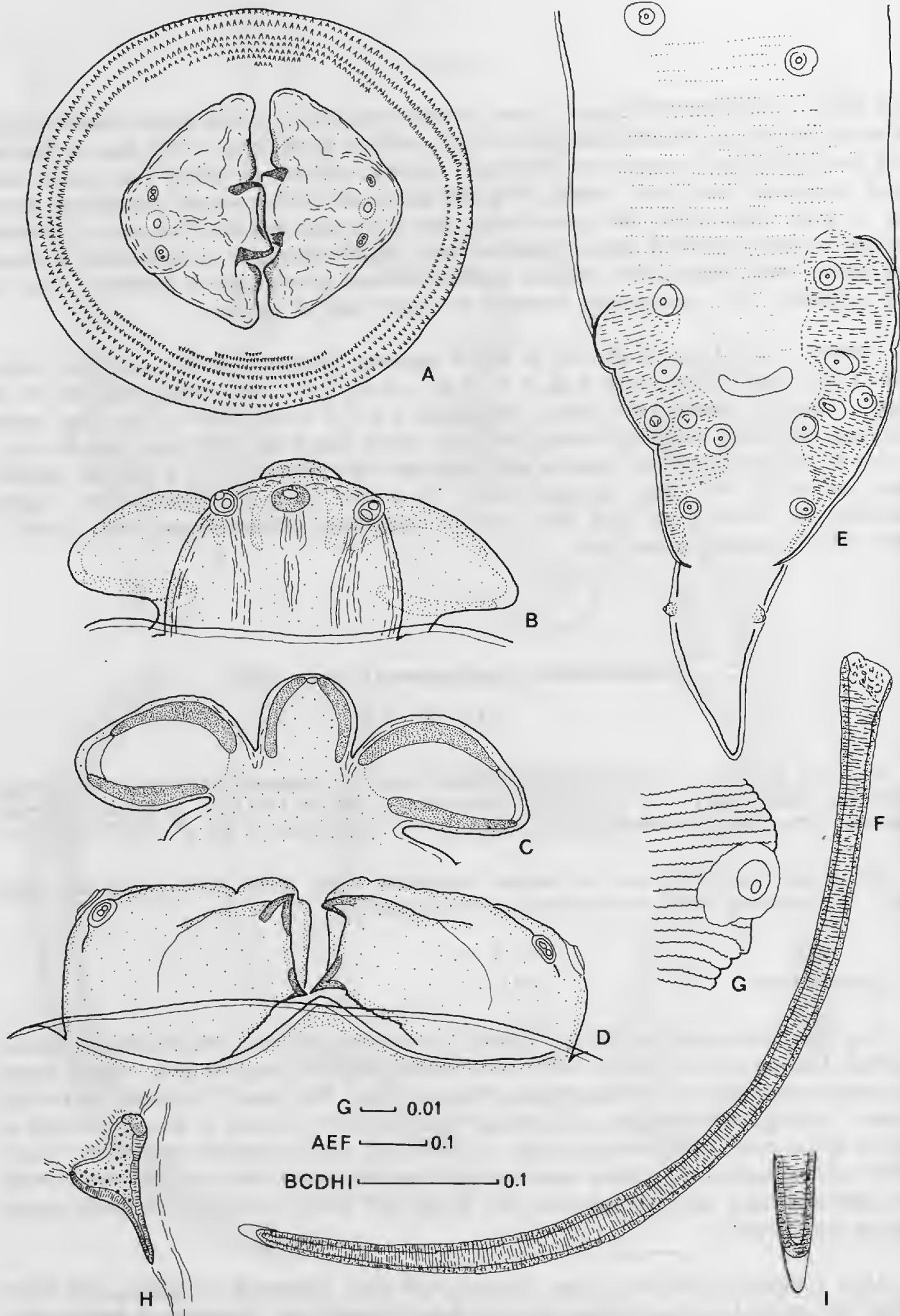


FIG. 3. — *Echinocephalus spinosissimus* (Linstow, 1905). A, head, apical view; B, pseudolabium, lateral view; C, pseudolabium, internal surface, medial view; D, pseudolabium, median view; E, male tail, ventral view; F, spicule, lateral view; G, detail of annulations on male tail, ventral view; H, gubernaculum, lateral view; I, spicule tip, lateral view. (Scale lines in mm.)

approximately W shaped in ventral view ; tail with prominent ventral alae ; rugose areas absent ; ventral annulations in vicinity of cloaca and on alae widely spaced, with crenulate margins, approximately 0.010 apart ; striae on dorsal aspect of tail only 0.002 apart ; eight pairs of caudal papillae present ; first pair well anterior to alae ; second and third pairs preanal, situated on lateral alae ; fourth, fifth and sixth pairs form a cluster posterior to anus with fourth most lateral and sixth most medial ; fifth pair smallest of series ; seventh pair of papillae small, situated some distance posterior to remainder, near posterior end of alae ; eighth pair midway between seventh pair of papillae and tip of tail ; phasmids not seen.

## DISCUSSION

Although somewhat limited by the availability of only a small number of specimens, the results presented above indicate quite unequivocally that there is at least one species of *Echinocephalus* in European elasmobranchs which is not identical with *E. spinosissimus* from the Indian Ocean. The European material differs from *E. spinosissimus* in the following features : spicules shorter (1.00-1.25 mm in European specimens ; 1.52-1.90 mm in *E. spinosissimus*) in worms of equal body length ; spicule tip slightly more obtuse in *E. spinosissimus* than in European specimens, and with a larger, transparent tip, and absence of an area rugosa on the tail of male *E. spinosissimus* which is present in the European specimens. The features of the cephalic region and of the female tail are similar in both species, as is the disposition of the papillae on the tail of the male. Interlabia are present in both species but have not been described previously. The differences in the spicule tips are slight, however, the differences in spicule length in worms of equivalent total length and the rugose areas are sufficient to show that the European material is specifically distinct from the Indian specimens, and the former is here assigned to *E. uncinatus*. *E. uncinatus* was initially described from *Dasyatis centroura* (Mitchill, 1815) (syn. *Trygon brucco* Bonaparte, 1834) from the Adriatic, while the material described above came from *Dasyatis pastinaca* (Linnaeus, 1758) from the Black Sea. LINSTOW (1904, in SHIPLEY and HORNELL, 1904) reported *E. uncinatus* from *D. pastinaca*, but gave no morphological details, and in view of the poor quality of the descriptions available for the parasite, some question must remain as to its identity. As it is possible that more than one species of *Echinocephalus* occurs in European rays, the specimens described above are assigned to the taxon on a provisional basis only. Collections of *Echinocephalus* from the type host and type locality will be required to settle the matter, but *uncinatus* has been applied to the European specimens described above, and hence *E. spinosissimus* must be considered a distinct but closely related species.

MOLIN (1858, 1861) described *E. uncinatus* from two specimens, a male with numerous rows of cephalic spines, and a "female" with only six rows of spines, both from the same host in the Adriatic. It is apparent now that the female was in fact a larval stage. However, BAYLIS and LANE (1920) attributed the name *uncinatus* to MOLIN's "female" and applied the name *spinosissimus*, originally used by LINSTOW (1905) for specimens from the

Indian Ocean, to MOLIN's male from the Adriatic. The argument of MILLEMAN (1963) is accepted here, namely that BAYLIS and LANE (1920) were unjustified in applying MOLIN's name to a larval form. Although relatively little is known of the life history of *Echinocephalus*, MILLEMAN (1963) has reported the presence of larval and adult forms of the same nematode species in the same definitive host, and this was almost certainly the situation applying to MOLIN's collection. Because of this, the name *uncinatus* should be applied to MOLIN's adult male specimen from *Dasyatis centroura* from the Adriatic, while LINSTOW's name, *spinosissimus*, should apply to specimens originally described from *Myliobatis aquila* (Linnaeus, 1758) from the Gulf of Manaar, Indian Ocean, and redescribed by BAYLIS and LANE (1920) from other hosts from the same region. The two species have been shown above to be distinct.

The additional morphological data given here for both species show that several characters used previously to differentiate these species from congeners are invalid. BAYLIS and LANE (1920) did not prepare apical mounts of the head and as a consequence misinterpreted the morphology of the lips. The morphology of the pseudolabia is in fact the same as in other members of the genus, with each of the three lobes bearing two thickenings, generally referred to as "teeth". The teeth of the middle lobe interlock and are prominent in apical view, but were not described in *E. spinosissimus* by BAYLIS and LANE (1920). The teeth of the dorsal and ventral lobes have a similar pair of teeth but these were described by BAYLIS and LANE (1920). DEARDORFF *et al.* (1981) in assessing the genealogical relationships within the genus, used the presence of only four pseudolabial teeth in *E. uncinatus* (= *spinosissimus*) as an apomorphic character separating it from congeners with six teeth. In fact *E. uncinatus* and *E. spinosissimus* both have six teeth on each pseudolabium, exactly equivalent with congeners.

The presence of a gubernaculum was also used by DEARDORFF *et al.* (1981) to separate various species from *E. uncinatus* and *E. spinosissimus* which was considered, from the literature, to lack this structure. In fact a gubernaculum is present in both *E. uncinatus* and *E. spinosissimus*, and does not separate the species from congeners.

The lack of a rugose area on the tail of *E. spinosissimus* compared with the well-developed rugose areas in *E. uncinatus* emphasises the importance of this character in the separation of species. It has been employed previously (DEARDORFF and Ko (1983) in the separation of *E. sinensis* Ko, 1975, from *E. overstreeti* Deardorff and Ko, 1983. It is evident that several other species of the genus may need to be re-examined from the point of view of lip morphology, rugose areas and presence of a gubernaculum before a comprehensive assessment of relationships within the genus can be made.

Both *E. uncinatus* and *E. spinosissimus* can be differentiated from *E. multidentatus* Baylis and Lane, 1920, *E. pseudounicinus* Milleman, 1963, and *E. southwelli* Baylis and Lane, 1920, by the greater number of rows of cephalic spines (greater than 21), and from *E. diazi* Troncy, 1969, *E. daileyi* Deardorff, Brooks and Thorson, 1981, *E. overstreeti* and *E. sinensis* by the arrangement of the caudal papillae in the male, since in none of the latter species are the fourth to sixth pairs arranged in a cluster. *E. mobulae* Kalyankar, 1971, was considered a *species inquirenda* by Ko (1975) and SOOD (1983) and has therefore not been considered here.

No attempt has been made here to give a full synonymy of each species. Not only has there been considerable confusion between adults of the two species in the literature, but

the application by BAYLIS and LANE (1920) of a name to a larval form has resulted in a number of new species being described from larval forms only as well as a variety of larvae from molluscan hosts having been attributed to *E. uncinatus* on extremely meagre evidence. Most of the recent records of *E. uncinatus* and *E. spinosissimus* are from the Indian region and have been summarised by SOOTA (1983). Only the reference of ANYA (1977) has apparently been omitted. ANYA (1977) described a new species, *E. oligocanthus*, but the species is based on larval forms and is considered a *species inquirenda*. *E. mobulae* described from adult nematodes from *Mobula diabolus* (Shaw, 1804) from India was considered indistinguishable from congeners by KO (1975) and was therefore considered a *species inquirenda*. SOOTA (1954) and SHAFEE and NATARAJAN (1976) have reported *E. spinosissimus*, confirming earlier records, but neither paper provided sufficient morphological evidence to verify the determinations. In addition, SHAFEE and NATARAJAN (1976) described *E. uncinatus* from the same host, *Aetobatus narinari* (Euphrasen, 1790), but again the determinations cannot be verified.

In view of the fact that both species, *E. uncinatus* and *E. spinosissimus*, are here considered valid, additional material from Indian and European hosts will have to be examined critically before the definitive host range and geographic distribution of the two species can be accurately ascertained.

#### Acknowledgments

Thanks are due to Dr. D. GIBSON and Mrs. E. HARRIS for the loan of specimens and assistance with the literature and to Dr. B. SERET for advice on host nomenclature.

#### REFERENCES

- ANYA, S. N., 1977. — A new species of the genus *Echinocephalus* Molin, 1858 from a fish, with a key to the species of *Echinocephalus* (Gnathostomidae). *Indian. J. Helminth.*, **29** : 42-45.
- BAYLIS, H. A., and C. LANE, 1920. — A revision of the nematode family Gnathostomidae. *Proc. zool. Soc. Lond.* : 245-310.
- CAMPAGNO, L. J. V., and T. R. ROBERTS, 1982. — Freshwater stingrays (Dasyatidae) of southeast Asia and New Guinea, with description of a new species of *Himantura* and reports of unidentified species. *Envir. Biol. Fish.*, **7** : 321-339.
- DEARDORFF, T. L., D. R. BROOKS, and T. B. THORSON, 1981. — A new species of *Echinocephalus* (Nematoda : Gnathostomidae) from neotropical stingrays with comments on *E. diazi*. *J. Parasit.*, **67** : 433-439.
- DEARDORFF, T. L., and R. C. KO, 1983. — *Echinocephalus overstreeti* sp. n. (Nematoda : Gnathostomatidae) in the stingray, *Taeniura melanopilos* Bleeker, from the Marquesas Islands, with comments on *E. sinensis* KO, 1975. *Proc. helminth. Soc. Wash.*, **50** : 285-293.
- KALYANKAR, S. D., 1971. — On a new species of *Echinocephalus* Molin, 1858 (Nematoda : Gnathostomatidae : Echinocephalinae) from India, with a key to the species. *Zool. Anz.*, **187** : 317-320.
- KO, R. C., 1975. — *Echinocephalus sinensis* n. sp. (Nematoda : Gnathostomatidae) from the ray (*Aetobatus flagellum*) in Hong Kong, Southern China. *Can. J. Zool.*, **53** : 490-500.

- KREFFT, G., and M. STEHMANN, 1973. — Dasyatidae. In Checklist of the Fishes of the northeastern Atlantic and of the Mediterranean, Edit. J. C. HUREAU and Th. MONOD, Unesco, Paris.
- MILLEMAN, R. E., 1963. — Studies on the taxonomy and life history of echinocephalid worms (Nemataoda : Spiruroidea) with a complete description of *Echinocephalus pseudoununcinatus* Milleman, 1951. *J. Parasit.*, **49** : 754-764.
- MOLIN, R., 1858. — Prospectus helminthum, quae in prodromo faunae helminthologicae Venetiae continentur. *Sber. Akad. Wiss., Wien*, math. naturw., **30** : 127-158.
- 1861. — Prodromus Faunae Helminthologicae Venetae Adjectis Disquisitionibus Anatomicis et Criticis. *Denkschr. Akad. d. Wiss., Wien*, math. naturw. (2), **19** : 189-338.
- SHAFEE, M. S., and R. NATARAJAN, 1976. — On the occurrence of two new parasitic nematodes, *Echinocephalus spinosissimus* (Linstow, 1905) and *E. uncinatus* Molin, 1858 in the eagle ray, *Aetobatis narinari* (Euphrasan) from Bay of Bengal. *Curr. Sci.*, **45** : 339-340.
- SHIPLEY, A. E., and J. HORNELL, 1904. — The Parasites of the Pearl Oyster. In : HERDMAN, W. A., Roy. Soc. Rep. Pearl Fisheries, Part II : 77-106.
- SHIPLEY, A. E., and J. HORNELL, 1905. — Further report on parasites found in connection with the Pearl Oyster Fishery at Ceylon. In : HERDMAN, W. A., Roy. Soc. Rep. Pearl Fisheries, Part III : 49-56.
- SOOTA, T. D., 1954. — On some variations in the nematode genera *Porrocaecum* and *Echinocephalus*. *Rec. Indian. Mus.*, **51** : 559-560.
- 1983. — Studies on nematode parasites of Indian vertebrates. I. Fishes. Records of the Zoological Survey of India. Occasional Paper n° 54.
- TRONCY, P.-M., 1969. — Description de deux nouvelles espèces de nématodes parasites de poissons. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2<sup>e</sup> sér., **41** : 589-605.

## Contribucion al conocimiento de la fauna parasitologica argentina XIV. Presencia de *Lamanema chavezii* Becklund, 1963 (Nematoda, Molineidae, Nematodirinae) parasito de camelidos en *Lagidium viscacia boxi*<sup>1</sup>

par Carola Ana SUTTON y Marie-Claude DURETTE-DESSET

Résumé. — Contribution à la connaissance de la faune parasitologique argentine. XIV. Présence de *Lamanema chavezii* Becklund, 1963 (Nematoda, Molineidae, Nematodirinae) parasite de Camélidés, chez *Lagidium viscacia boxi*. — La femelle et le synlophe de *Lamanema chavezii*, qui n'étaient pas connus, sont décrits. La morphologie du synlophe et l'absence de *corona radiata* permettent de confirmer que le genre *Lamanema* est le plus primitif des Nematodirinae. Ce genre monospécifique est parasite des Camélidés néotropicaux. Nous l'interprétons comme un parasite transfuge chez le Caviomorphe, le *Lama* et le *Lagidium* vivant dans la même région biogéographique.

C. A. SUTTON, Carrera del Investigador Científico, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, Argentina.

M.-C. DURETTE-DESSET, Laboratoire de Zoologie (Vers), associé au CNRS, Muséum national d'Histoire naturelle, 61, rue Buffon, F 75231 Paris cedex 05.

El género monoespecífico *Lamanema* fue descripto por primera vez por BECKLUND (1963) como parásito de camélidos del Perú; en 1975 ERSKINE y MIQUELES lo citan para los mismos hospedadores en Chile y GUERRERO *et al.* (1973, 1974, 1981, etc.) realizan numerosos estudios sobre su terapéutica.

BECKLUND señala en el material tipo a *Lamanema chavezii* como coparasita de *Nematoxirus lamae* y no describe a las hembras por no poder diferenciarlas.

Al hallar uno de nosotros numerosos ejemplares de *Lamanema chavezii* en un roedor caviomorfo de la Argentina consideramos conveniente — por lo expresado líneas mas arriba — realizar la descripción detallada de la hembra como así también del synlophe de ambos sexos.

1. Contribución n° 108 del Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CEPAVE).

**Lamanema chavezi Becklund, 1963**

HOSPEDADOR : *Lagidium viscacia boxi* Thomas.

MATERIAL ESTUDIADO : 39 ♂♂, 9 ♀♀, lote n° 804 C depositado en la colección Helmintología del Museo de La Plata, y 3 ♂♂ y 4 ♀♀, lote 210 MC, Muséum de París.

PROCEDENCIA : Departamento Cushamen, Provincia de Chubut, Argentina.

LOCALIZACIÓN : intestino delgado.

**REDESCRIPCION**

(Fig. 1)

Vermes filiformes, blancos en vida. Laxamente enrollados formando una espira levemente gira a lo largo de la linea ventral.

Poro excretor de posición variable, ubicándose tanto por delante como por detrás del extremo posterior del esofago. Deiridos al mismo nivel, muy pequeños con forma de clava en posición ligeramente dorsal.

*Extremidad cefálica* : boca redondeada, labios y *corona radiata* ausente. Anillo bucal vestigial. Con diente neodonto dorsal. Con dos ánfitos, cuatro papilas labiales externas y cuatro papillas cefálicas.

*Synlophe* : en ambos sexos el cuerpo se halla recorrido longitudinalmente por crestas cuticulares perpendiculares al mismo, cuyo número a nivel de la región media del cuerpo es de 30 en el macho y 32 en la hembra, siendo más desarrolladas las ventrales que las dorsales. Frente a los campos laterales se encuentra una cresta muy pequeña, del tipo de las que se encuentran en los Molineidae. Dichas crestas nacen en los bordes medianos de la vesícula cefálica y a diferentes niveles a lo largo de los campos laterales. Toda esta ornamentación desaparece por delante de la bolsa caudal en el macho y a nivel de la cola en la hembra (fig. 1, D).

*Macho* : mide 9 600  $\mu\text{m}$  de largo y 100  $\mu\text{m}$  de ancho máximo a nivel de la región media. La vesícula cefálica mide 120  $\mu\text{m}$  de largo y 60  $\mu\text{m}$  de ancho. El anillo nervioso y el poro excretor se sitúan a 210 y 510  $\mu\text{m}$  del extremo anterior respectivamente. Deiridos al mismo nivel. Esófago claviforme de 450  $\mu\text{m}$  de largo. Las espículas son subiguales, aladas, de 330  $\mu\text{m}$  de largo. Se hallan subdivididas en la región media en dos ramas, la interna es fina y de extremo aguzado, la rama externa es más larga y su extremidad se halla rodeada por una membrana (fig. 1, H).

*Hembra* : mide 1 870  $\mu\text{m}$  de largo y 200  $\mu\text{m}$  de ancho máximo. La vesícula cefálica mide 120  $\mu\text{m}$  de largo y 50  $\mu\text{m}$  de ancho. El anillo nervioso y el poro excretor se ubican a 220  $\mu\text{m}$  y 470  $\mu\text{m}$  del extremo anterior respectivamente. Deiridos ubicados al mismo nivel.

El esófago claviforme mide 570  $\mu\text{m}$  de largo.

Didelfa, con ramas uterinas funcionales. La vulva se abre a 5 100  $\mu\text{m}$  del extremo posterior. *Vagina vera* : mide 100  $\mu\text{m}$ . Ovoejector rectílineo con ambas ramas del vestíbulo iguales a subiguales. La distancia entre ambos esfínteres es de 470  $\mu\text{m}$ . Cada esfínter mide 65  $\mu\text{m}$  de grosor. Infundibulum anterior de 290  $\mu\text{m}$ , el posterior de 270  $\mu\text{m}$ . La rama ute-

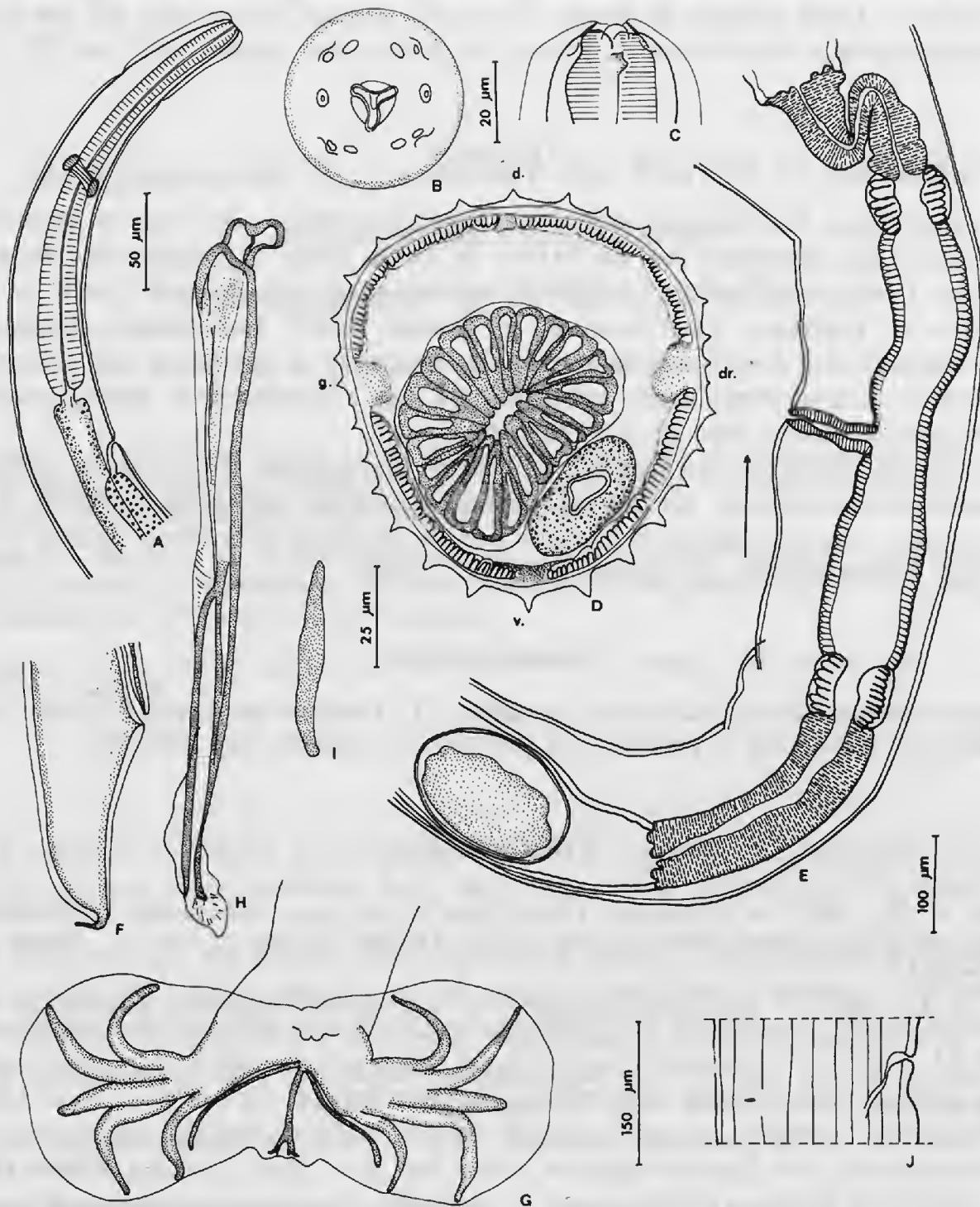


FIG. 1. — *Lamanema chavezi* Becklund, 1963. A, ♀, extremidad anterior, vista lateral derecha ; B, C, ♀, extremidad cefálica vista apical y lateral derecha ; D, ♂, corte transversal en la región media del cuerpo ; E, ♀, ovoejector, vista lateral izquierda ; F, ♀, cola vista lateral derecha ; G, ♂, bolsa copuladora vista ventral ; H, ♂ espicula izquierda, vista ventral ; I, ♂, gubernáculo, vista ventral ; J, ♂, poro excretor y deirido izquierdo. (A, F, H, J, escala : 50 µm ; B, C, escala : 20 µm ; D, escala : 25 µm ; E, I, escala : 100 µm ; G, escala : 150 µm.)

rina anterior mide 3 200  $\mu\text{m}$  y contiene 19 huevos, la rama posterior mide 3 800  $\mu\text{m}$  y contiene 18 huevos. Estos ultimos al estado de mórlula miden 170  $\mu\text{m}$  por 120  $\mu\text{m}$  de largo y ancho respectivamente. Cola larga de 95  $\mu\text{m}$  con una espina caudal de 15  $\mu\text{m}$  (fig. 1, E, F).

#### DISCUSION

Los especímenes hallados parasitando a *Lagidium viscacia boxi* son a nuestro criterio idénticos a aquéllos descriptos por BECKLUND en *Lama pacos* y *Vicugna vicugna* e identificados como *Lamanema chavezzi*. Nosotros consideramos esta especie como un parásito « transfuge » en *Lagidium* (cf. CHABAUD, in GRASSÉ, 1965). Este género de camélidos se encuentra ampliamente distribuido en Patagonia, región en la que fuera capturado el roedor aquí estudiado, considerando como probable que este hospedador se halla parasitado por *Lamanema* aunque dicho dato no esté registrado.

El estudio del synlophe de *Lamanema chavezzi* nos permite confirmar su pertenencia a los Nematodirinae primitivos, ya que las crestas se orientan perpendicularmente a la pared corporal. Dicho concepto queda reforzado por la ausencia de *corona radiata* (estructura típica de los Nematodirinae cf. DURETTE-DESSET, 1969).

#### Agradecimientos

Deseamos expresar nuestra gratitud al Licenciado J. L. GARRIDO del Centro Nacional Patagonico, Puerto Madryn (Chubut) por la donación del ejemplar de *Lagidium* aquí analizado.

#### BIBLIOGRAFIA

- BECKLUND, W. W., 1963. — *Lamanema chavezzi* gen. n. et sp. n. (Nematoda, Trichostrongylidae) from the Alpaca *Lama pacos* and the Vicuna *Vicugna vicugna* in Peru. *J. Parasit.*, **49** (6) : 1023-1027.
- CHABAUD, A. G., 1965. — Spécificité parasitaire. I. — Chez les Nématodes parasites de Vertébrés. In : P. P. GRASSÉ, Traité de Zoologie. Édit. Masson & C<sup>e</sup>, Paris, **4** (2) : 548-557.
- DURETTE-DESSET, M.-C., 1969. — Les Nematodirinae (Nematoda) chez les Ruminants et chez les Lagomorphes. *Annls Parasit. hum. comp.*, **54** (5) : 313-329.
- ERSKINE MOLINA, D., & M. MIQUELES RODRIGUEZ, 1975. — Parasitos gastro-intestinales de camelidos sud-americanos en la primera región de Chile. *Bol. Serv. Agric. Ganader* (Chile), **10** : 19-22.
- GUERRERO, C. A., J. ALVA & M. ROJAS, 1973. — Anthelmintic activity of I. tetramisole against experimental infection of *Lamanema chavezzi* in alpacas (*Lama pacos*). *Revta. Invest. Pecuarias* (IVITA), Univ. Nac. Mayor San Marcos, **2** (2) : 141-144.
- GUERRERO, C. A., & G. C. CHAVEZ, 1967. — Evaluación antihelmíntica del 2 (4 thiazolill) benzimidazole (Thibenzole) en alpacas. *Revta Fac. Med. vet., Univ. Nac. Lima*, 1963-1966, 18/20.
- GUERRERO, C. A., M. ROJAS & J. ALVA, 1981. — *Lamanema chavezzi*, an enteroparahepatic nematode of south american camelidae and its control using levamisole. *Revta. Lat.-am. Microbiol.*, **23** (2) : 121-123.
- GUERRERO, C. A., M. ROJAS & J. VARGAS, 1974. — La actividad del I. tetramisole contra infecciones naturales de nemátodos en alpacas. *Revta. Invest. Pecuarias* (IVITA), Univ. Nac. Mayor San Marcos, **3** (1) : 9-14.

## Myriapodes de la Cordillère de Merida (Vénézuéla) (Diplopoda, Chilopoda) récoltés par le Pr M. Lamotte

par Jean-Marie DEMANGE

**Résumé.** — Étude d'une collection de Myriapodes Diplopodes et Chilopodes récoltée au paramo de Piedras Blancas (4 200 m) (Vénézuéla). Cinq espèces nouvelles sont décrites dont trois appartiennent au genre *Trichomorpha* encore inconnu au Vénézuéla.

**Abstract.** — Study of a collection of Myriapoda, Diplopoda and Chilopoda, from paramo de Piedras Blancas (4 200 m) (Venezuela). Five new species are described three of which belong to the genus *Trichomorpha*, still unknown in Venezuela.

J. M. DEMANGE, Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), Muséum national d'Histoire naturelle, 61, rue Buffon, 75231 Paris cedex 05.

La Cordillère de Merida a été encore très peu prospectée ; en particulier, la collection de Myriapodes que nous étudions dans cette note est la première qui provient de cette région.

Les spécimens ont été récoltés dans les Piedras Blancas, généralement en altitude élevée (paramo, 4 200 m). Piedras Blancas est un lieu-dit situé dans le paramo desertico souvent noté Pico de Aguila ; les diverses localités sont placées aux mêmes endroits, à un ou deux kilomètres près, et le milieu, à *Espeletia timotensis*, est également le même. Le matériel a été récolté dans la litière de feuilles mortes attachées aux plantes. A Mucubaji (3 200 m), localité située à une dizaine de kilomètres de Piedras Blancas, l'espèce d'*Espeletia* est différente (*E. schulzi*).

Peu d'espèces connues ont été découvertes : une espèce et une sous-espèce de Chilopode, *Newportia phoreta* Chamb. et *N. longitarsis tropicalis* Bücherl, et une espèce de Diplopode, *Orthomorpha gracilis*. L'espèce de *Newportia* est originaire du Vénézuéla : Rancho Grande (milieu à Broméliacées) ; la sous-espèce provient de l'État de Zulia (Kunana Selva) situé en face de Merida, sur l'autre rive du lago de Maracaibo. Quant au Diplopode, il s'agit d'une espèce à très large répartition qui s'adapte à tous les pays où elle est importée.

Nous tenons à remercier notre collègue et ami, le Pr M. Lamotte, dont les minutieuses récoltes ont considérablement fait progresser nos connaissances et enrichi les collections de Myriapodes du Muséum national d'Histoire naturelle. Nous sommes heureux, à cette occasion, de lui dédier l'une des espèces décrites ci-dessous.

LISTE DES ESPÈCES

DIPLOPODA

*Orthomorpha gracilis* (C. L. Koch), Merida, 1 600-1 800 m, 15.VI.1981 : 1 ♂.

*Leptodesmus propinquus* nov. sp., Lomaredunga, paramo desertico, 4 200 m alt., 9.V.1981 : 1 ♂ holotype, 1 ♂ paratype.

*Leptodesmus flagellatus* nov. sp., Merida, 1 600-1 800 m, 15.V.1982 : 1 ♂ holotype.

*Trichomorpha lamottei* nov. sp., Piedra Blancas, paramo, 4 200 m, *Espeletia* mort et tombé à terre, 23.IV.1984 : 1 ♂ juv., 1 juv.; même station, IV-V.1984 : ♂ juv.; même station, IV-V.1984 : ♂ holotype; même station, 15.IX.1984 : plusieurs ♂ et ♀.

*Trichomorpha hoffmani* nov. sp., Piedras Blancas, paramo, 4 200 m, IV-V.1984 : 1 ♂ holotype, 1 ♀ allotype, 5 ♀, 2 ♂ paratypes.

*Trichomorpha spinosa* nov. sp., Piedras Blancas, Pico de Aguila, paramo, 4 200 m, IX.1984 : 1 ♂ holotype, 1 ♀ allotype.

CHILOPODA

*Newportia phoreta* Chamberlin, Piedras Blancas, 4 200 m, 18.V.1981 : 3 juv.; Piedras Blancas, Mucubaji, individu mort d'*E. schulzi*, 2.VI.1982 : 1 ad., 3 juv.; Piedras Blancas, Pico de Aguila, paramo desertico, 4 100 m, 10.IV.1983 : 2 ex.; Piedras Blancas, paramo, 4 200 m, IV-V.1984 : nombreux ex.; Piedras Blancas, Pico de Aguila, paramo, 4 200 m, IX.1984 : 2 ex.; Piedras Blancas, paramo, 4 200 m, souches, 15.IX.1984 : plusieurs ex.

*Newportia longitarsis* (Newport) *tropicalis* Bücherl, Piedras Blancas, paramo, 4 200 m, 18.V.1984 : 3 ex.; Piedras Blancas, Pico Mucubaji, feuilles mortes au pied d'*E. schulzi* vivant, 2.VIII.1982 : 1 ex.; Piedras Blancas, paramo, 4 200 m, partie centrale d'un *Espeletia*, 23.IV.1984 : 1 ex.

REMARQUES

Une espèce et une sous-espèce du genre *Newportia* ont été récoltées dans la Cordillère de Merida. Un certain nombre de remarques s'imposent car l'une et l'autre présentent des caractéristiques variables dont la valeur devra être discutée.

Chez *Newportia*, comme chez tous les Chilopodes, chaque caractère utilisé en systématique varie dans certaines limites qu'il est indispensable de préciser. Ce sont, par exemple, les sillons des tergites, le nombre des épines des pattes terminales, le nombre des articles tarsaux. La littérature est, le plus souvent, assez pauvre à ce sujet. Jusqu'ici, les deux formes citées ci-dessus ont été peu souvent récoltées et leurs caractéristiques rarement précisées.

Les exemplaires de *Newportia phoreta* de la Cordillère de Merida présentent, dans l'ensemble, les caractères de l'espèce de CHAMBERLIN, originaire du Vénézuela (Rancho Grande) ; il est néanmoins nécessaire d'apporter des précisions sur la disposition des sillons des tergites 2, 3 et 4 et sur le nombre des articles des tarses.

Les sillons tergaux sont représentés schématiquement sur la figure 2.

En ce qui concerne l'armature des pattes, le type a 4 épines ventrales au préfémur, les

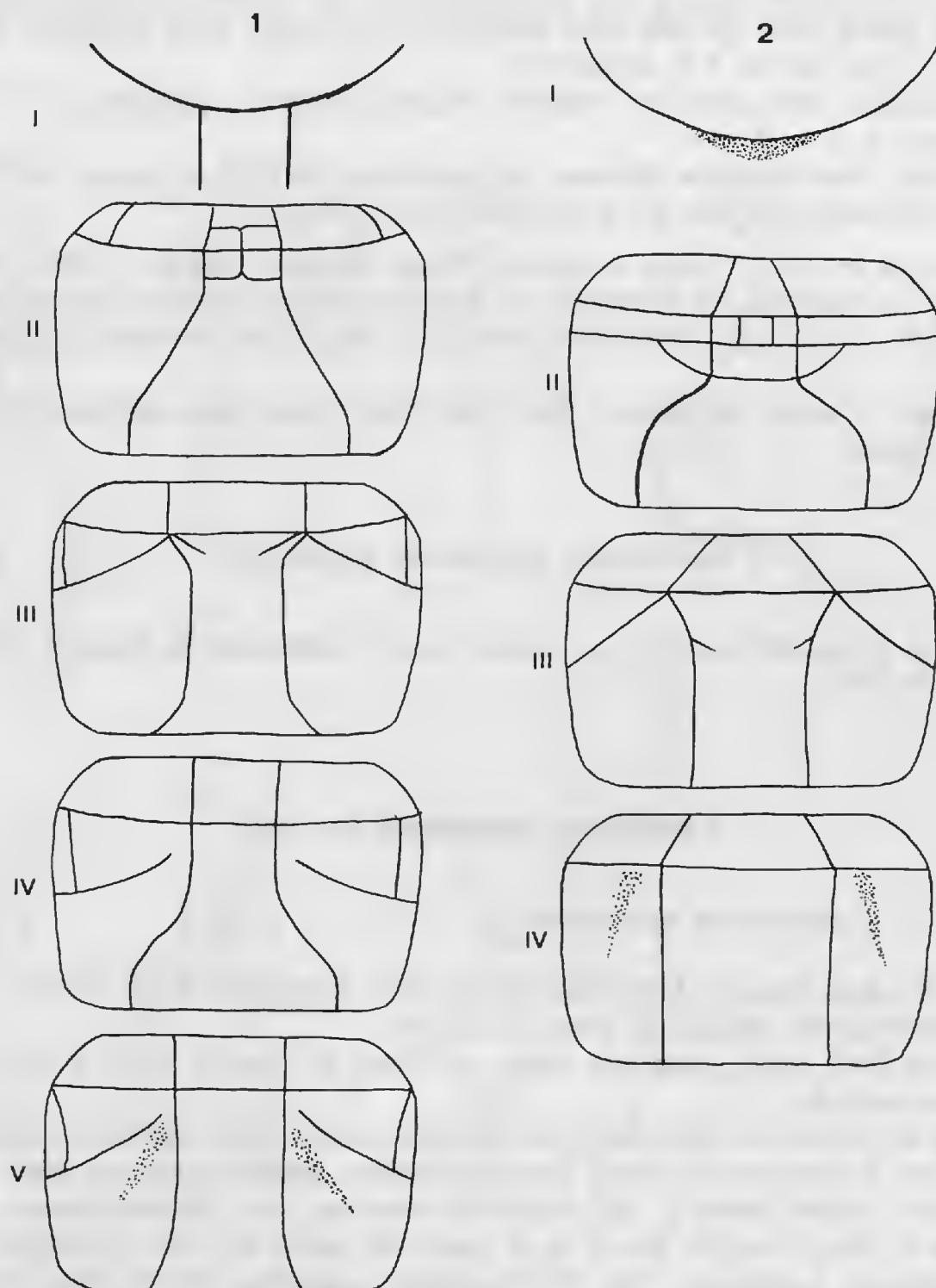


FIG. 1-2. — 1, *Newportia longitarsis tropicalis*, Piedras Blancas ; sillons des cinq premiers tergites (I-V) ; 2, *Newportia phoreta*, Piedras Blancas ; sillons des quatre premiers tergites (I-IV).

exemplaires de Piedras Blancas, 3 — 4, 3 + 3 ; le type a 2 spinules médianes au fémur, les exemplaires de Piedras Blancas 1 — 2, parfois 0, 1 + 0. Le nombre d'articles au tarse est de 8 — 10 pour le type et de 8 — 9, 9 + 9 pour les exemplaires de Piedras Blancas.

Les exemplaires de *N. longitarsis tropicalis* de Piedras Blancas présentent les caractéristiques suivantes : les sillons longitudinaux du 1<sup>er</sup> tergite sont simples, non en Y (fig. 1) ; les tergites n'ont pas de structure en « quille » médiane ; les sillons latéraux se développent sur les tergites 5 à 21 au lieu de 3 à 21 ; le préfémur a 3 + 3 épines au lieu de 4 grosses ; le fémur 2 + 2 épines alors qu'elles sont absentes sur le type ; tarse 2 avec 6 + 7 articles comme chez le type qui en a 6, rarement 7.

Ces exemplaires présentent les nombres d'épines suivants : préfémur : 7 + 0, 7 + 7, 7 + 8 ; fémur : 1 + 1, 2 + 1.

Notons que l'État de Zulia (Kunana Selva), station du type, se trouve sur l'autre rive du lago de Maracaibo, en face de la Cordillère de Merida.

En dehors de ces deux formes, la station Piedras Blancas, paramo, 4 000 m alt., a livré le 18 mai 1981 un spécimen de *Newportia* (?) dont les pattes terminales ont des tarses 2 non divisés. Le sillon du 1<sup>er</sup> tergite est simple, arqué ; il n'existe aucune trace de sillons longitudinaux.

En l'absence d'autres spécimens à tarse non divisé, on ne peut affirmer qu'il ne s'agit pas d'une anomalie.

#### DESCRIPTION DES FORMES NOUVELLES

Les types de ces espèces nouvelles sont déposés dans les collections du Muséum national d'histoire naturelle de Paris.

#### *Leptodesmus propinquus* nov. sp.

Holotype ♂ : 12 mm environ de longueur.

Coloration, dans l'alcool, brun-roux foncé ; ailes éclaircies ; pattes claires.

Corps sensiblement cylindrique d'aspect général.

Collum en demi-cercle, avec une rangée médiane de longues soies et une rangée au bord antérieur arrondi.

Anneaux du corps avec une rangée médiane de soies courtes, robustes ; une rangée au bord postérieur. Expansions aliformes peu développées, subrectangulaires, bien épaulées, à l'angle antérieur ; bord latéral à deux encoches avec une soie ; prolongements distaux en pointe longue et aiguë. Sternite des 3<sup>e</sup> et 4<sup>e</sup> paires de pattes avec des apophyses allongées, pointues et aplatis. Appendices avec différenciations sexuelles ; les six premières paires de pattes avec sole sur l'avant-dernier article ; les 6<sup>e</sup> et 7<sup>e</sup> paires avec une saillie conique longue sur la hanche (premier article).

Pygidium à pointe courte, légèrement aplatie.

GONOPODES à coxoïde avec une apophyse digitiforme pileuse (disparue par accident de dissection sur les pièces du type ; paratype non disséqué). Tibiotarse du gonopode (fig. 12, 13, 14) à deux branches distinctes dressées verticalement : un rameau séminal (s) sinueux, à sommet en faucille, une branche beaucoup plus robuste divisée en deux rameaux se faisant face ; l'un (a) abritant, à sa base, le sommet du rameau séminal et portant une pointe en longue dent robuste (c) et pointue ; sommet aminci, recourbé à la rencontre d'un second rameau (b) portant deux pointes. Second rameau (b) plus simple, robuste, en cuillère allongée.

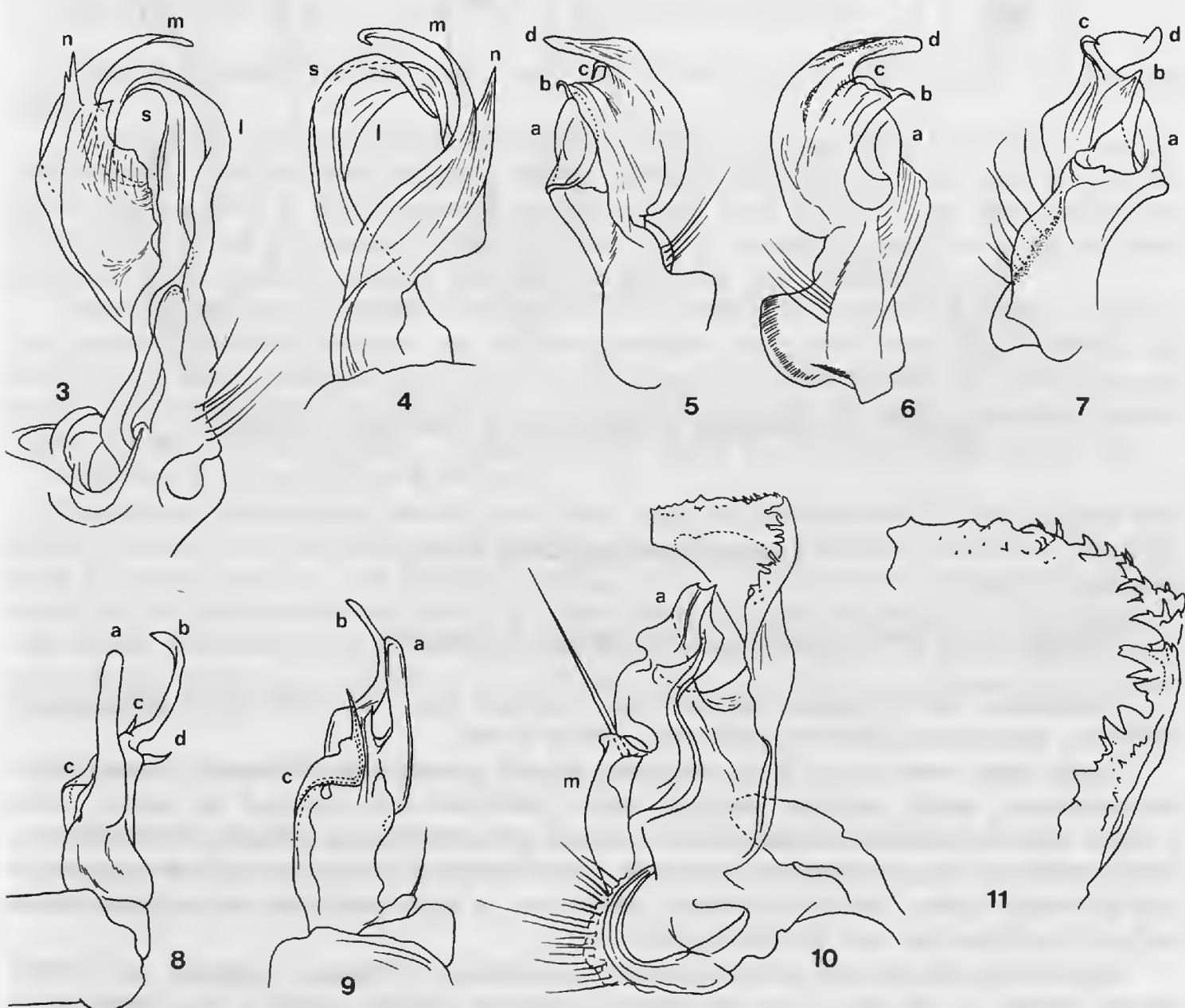


FIG. 3-11. — 3 et 4, *Leptodesmus flagellatus* nov. sp., holotype ♂, gonopodes ; 5, 6 et 7, *Trichomorpha hoffmani* nov. sp., holotype ♂, gonopodes ; 8 et 9, *Trichomorpha lamottei* nov. sp., holotype ♂, gonopodes ; 10 et 11, *Trichomorpha spinosa* nov. sp., holotype ♂, gonopodes.

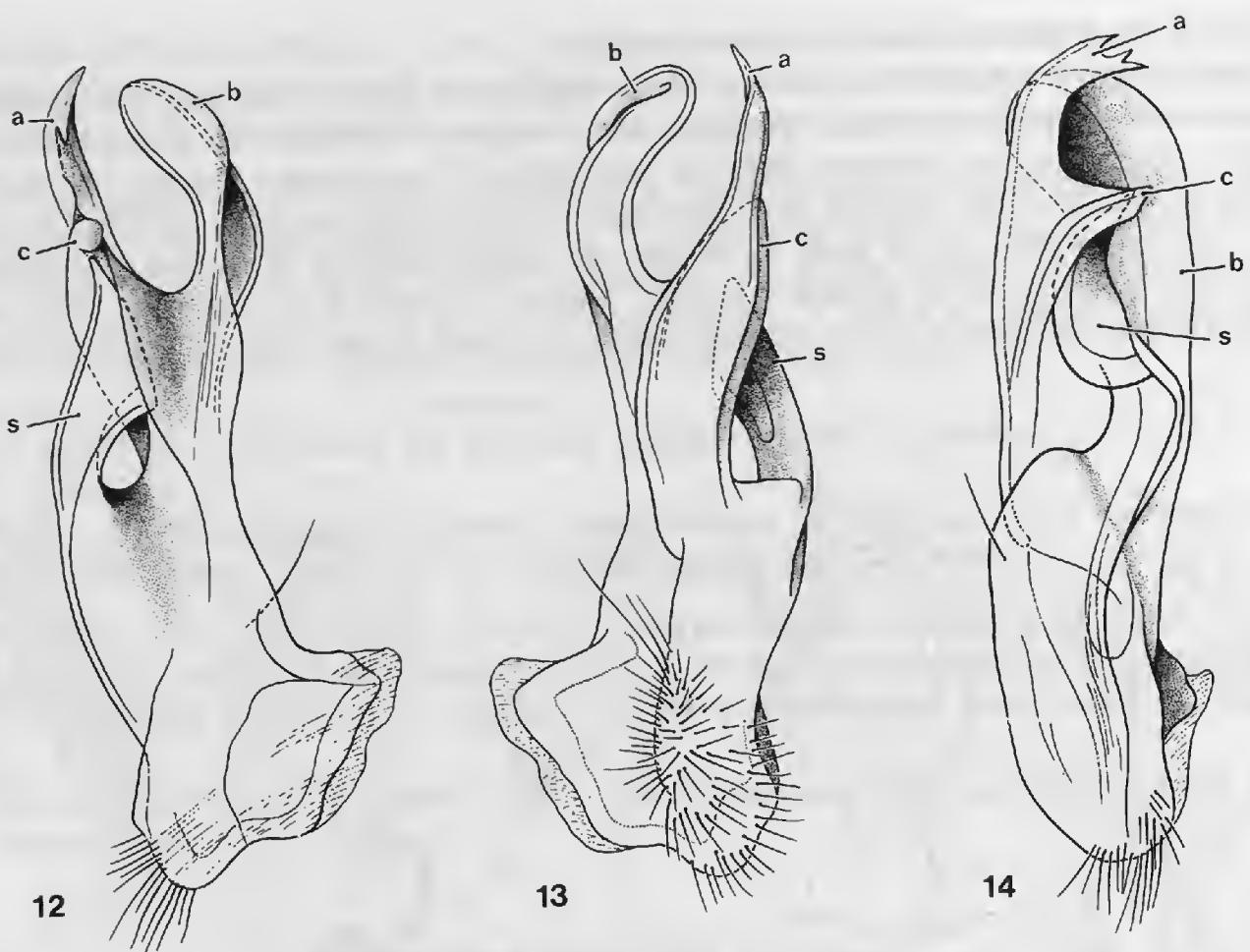


FIG. 12-14. — *Leptodesmus propinquus* nov. sp., holotype ♂, gonopodes.

### *Leptodesmus flagellatus* nov. sp.

Holotype ♂ : 29 mm de longueur ; 2 mm environ de diamètre.

Coloration, dans l'alcool, marron-roux ; anneaux avec une tache claire longitudinale médiane ; expansions aliformes éclaircies ; pattes claires.

Corps large, assez court, à dos nettement bombé ; expansions aliformes rabattues, subrectangulaires ; angle antérieur arrondi ; angle postérieur non prolongé en pointe, droit. L'angle antérieur devient progressivement arrondi et le bord paraît oblique. Pores répugnatoires portés par une forte bosse, saillant en ellipse, située à l'angle même de l'expansion et très nettement isolée. Les autres anneaux, sans pores, à angle postérieur non saillant ; bord latéraux soulignés par une étroite bordure.

Appendices ambulatoires avec des soles volumineuses, fortement saillantes, sur l'avant-dernier article de presque toutes les pattes ; seules les quelque quatre à cinq dernières en sont dépourvues. Les soles diminuent rapidement de volume pour devenir insignifiantes.

Pygidium avec prolongement triangulaire non aplati, à extrémité cylindrique.

GONOPODES à trois branches (fig. 3 et 4). Tibiotarse (n) recourbé, largement épanoui et cuillère dans la partie moyenne et à sommet allongé et pointu. Bord de l'épanouissement

translucide et découpé ; surface parcourue longitudinalement par une lame en crête dont l'extrémité libre se développe en une longue pointe munie, parfois, d'une petite dent aiguë. Rameau séminal (s) à pointe aiguë, fine et troisième branche (l) développée dans le sens opposé au tibiotarse enroulé ensemble. Troisième branche (b), la plus volumineuse, d'abord grêle puis élargie pour se terminer en longue pointe large.

**Trichomorpha hoffmani nov. sp.<sup>1</sup>**

Holotype ♂ : 20/21 mm de longueur ; 1,8 mm environ de diamètre.

Coloration, dans l'alcool, noir brun-roux foncé ; bord des expansions aliformes éclairci.

Tête et corps avec de longues soies grêles. Collum avec trois rangées de soies : une au bord antérieur, une au bord postérieur et une médiane. Anneaux du corps avec une rangée horizontale médiane et deux rangées très rapprochées l'une de l'autre au bord postérieur. Bords latéraux avec de longues soies ; trois soies sur les anneaux dépourvus de pores répugnatoires. Deux derniers anneaux et pygidium à pilosité plus abondante.

Anneaux faiblement bombés dorsalement, aux expansions aliformes légèrement redressées ; pointe postérieure allongée, de plus en plus aiguë au fur et à mesure que l'on se rapproche de la partie postérieure du corps. Appendices à sole volumineuse sur l'avant-dernier article ; remarquablement volumineuse sur les premières paires de pattes ; progressivement réduite sur les plus postérieures ; présente sur les pattes 1 à 13 ; très faible sur la 14<sup>e</sup>.

Pygidium à longue pointe émuossée.

GONOPODES relativement élancés, avec deux longs appendices plantés d'une longue soie distale et d'une soie moyenne sur la hanche (fig. 6 et 7). Tibiotarse courbé en faucille, divisé en deux branches : une branche séminale (a) et une branche tibiotarsale proprement dite (b, c, d). Branche séminale tordue et dilatée dans sa région moyenne. Branche tibiotarsale, la plus volumineuse, large et trapue, divisée en trois processus à la partie distale : une pointe large, lamellaire et obtuse (d), une longue épine recourbée (c) opposée à une autre pointe courbée (b).

Allotype ♀ de taille robuste : presque 20 mm de long.

Coloration noirâtre, comme le mâle, avec bord des expansions éclairci.

Corps sans particularités sinon l'absence des soles des appendices, caractère sexuel secondaire.

1. Espèce dédiée à notre excellent collègue R. HOFFMAN avec nos remerciements pour avoir bien voulu examiner le spécimen.

**Trichomorpha lamottei nov. sp.<sup>1</sup>**

Holotype ♂ : 19 mm de longueur ; 1,5 mm de diamètre environ.

Coloration, dans l'alcool, brun-rouge assez clair ; bord des expansions aliformes éclairci et principalement la pointe postérieure.

Tête et anneaux du corps plantés de soies longues mais robustes.

Collum avec une rangée de soies tout autour, une rangée en zigzag au centre et une autre rangée près du bord postérieur.

Les autres anneaux, successivement, ont des rangées horizontales de longues soies de plus en plus nombreuses au fur et à mesure qu'il s'agit d'anneaux plus postérieurs et comprenant de plus en plus de soies par rangée horizontale ; jusqu'à six rangées horizontales plus ou moins bien alignées. Bords latéraux avec 4 soies.

Pygidium avec deux rangées de soies plus longues ; les aréoles de toutes les soies marquent bien la surface dorsale des anneaux.

Expansions aliformes largement arrondies dans ses angles antérieurs ; pointes postérieures larges et aiguës, de tailles sensiblement égales. Pattes 1 à 13 avec des soles remarquablement volumineuses sur l'avant-dernier article ; les soles sont moins développées sur les dernières pattes.

GONOPODES élancés, avec une apophyse allongée et pileuse au coxoïde (fig. 8 et 9). Tibiotarse allongé avec une branche séminale (c) sinuée et deux apophyses distales (a et b) ; une des apophyses (c) digitiforme à pointe arrondie ; la seconde (b) longue, grêle, courbée en arc de cercle ; une robuste pointe située à sa base se développe perpendiculairement.

Allotype ♀ de taille sensiblement identique à celle du mâle : 18 mm de longueur, diamètre légèrement plus fort (1,7/1,8 mm environ).

Coloration, dans l'alcool, plus claire.

Pas de soles sur les pattes (caractère sexuel secondaire ♂).

**Trichomorpha spinosa nov. sp.**

Holotype ♂ : 14 mm de longueur environ.

Coloration, dans l'alcool, brun rougeâtre à expansions plus claires. Tête pileuse, corp à pilosité rare et fine.

Anneaux à dos bombé ; expansions aliformes assez basses, peu développées ; bord subparallèles ; angle postérieur prolongé en pointe aiguë. Sternite des 3<sup>e</sup> et 4<sup>e</sup> paires de pattes avec deux saillies digitiformes ; pattes ambulatoires — au moins celles des deux tier

1. Cette espèce est dédiée à notre collègue M. LAMOTTE.

antérieurs — à fémur portant, face dorsale, une volumineuse bosse remarquablement saillante ; soles, très saillantes en avant, sur l'avant-dernier article.

Pygidium à saillie en un cône légèrement aplati, planté de longues soies.

GONOPODES de taille relativement petite, à tibiotarse court et trapu, aplati en lame épaisse au niveau du rameau séminal (fig. 10 et 11). Branche séminale (a) portée par l'arête épaisse de la base du télopodite des gonopodes ; courte et lamellaire, sinuée et tordue, nettement écartée du tibiotarse mais développée dans le même sens. Tibiotarse large, lamellaire, en cuillère ; à sommet taillé horizontalement ; bords distal et latéral interne densément et fortement découpés de dents, épines et spinules.

Allotypes ♀ de petite taille : 15/16 mm environ ; diamètre plus élevé que celui du mâle. Forme générale robuste.

Coloration comme celle du mâle.

La nouvelle espèce se rapproche sensiblement de *T. pilosella* Carl, 1914, de Colombie (Medellin) par son tibiotarse épanoui et sa branche séminale courte et large.

#### CONCLUSIONS

La collection étudiée est évidemment très réduite mais vu son intérêt — présence de six espèces de Diplopodes, dont cinq sont nouvelles, d'une espèce et d'une sous-espèce de Chilopodes — on ne peut que souhaiter d'autres prospections dans la région.

Le genre *Trichomorpha* est nouveau pour le Vénézuéla (R. HOFFMAN, *in litt.*) et déjà trois espèces strictement vénézuéliennes sont décrites.

Piedras Blancas (4 200 m) abrite également des Spirobolides, dont un *Epinannolene* (s. l.) qui est sans doute une espèce nouvelle que nous nous réservons de faire connaître ultérieurement avec l'étude d'un complément de récoltes provenant de cette région.

#### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ATTEMS, C., 1930. — Myriapoda. 2. Scolopendromorpha. In : *Das Tierreich*, 54. Lief. : 1-308.  
BRÖLEMANN, H. W., 1898. — Voyage de M. E. Simon au Vénézuéla. Myriapodes. *Annls Soc. ent. Fr.*, 67 : 241-313.  
— 1898. — Myriapodes du Haut et Bas Sarare (Vénézuéla). *Ibid.*, 67 : 314-335.  
BÜCHERL, W., 1950. — Quilopodos da Venezuela I. *Mems Inst. Butantan*, 22 : 187-198.  
— 1959. — Chilopoden von Venezuela II. *Ibid.*, 29 : 233-241.  
CARL, J., 1914. — Die Diplopoden von Colombien nebst Beiträgen zur Morphologie der Stemmiuliden. In : Dr O. FUHRMANN et Dr E. MAYER, Voyage d'exploration scientifique en Colombie. *Mém. Soc. neuchât. Sci. nat.*, 5 : 821-993.

- CHAMBERLIN, R. V., 1941. — On a collection of Myriapods from Venezuela. *Proc. biol. Soc. Wash.*, 54 : 137-142.
- 1942. — On ten new centipedes from Mexico and Venezuela. *Ibid.*, 55 : 17-24.
- 1950. — Neotropical Chilopods and Diplopods in the collections of the department of tropical research, New York. *Zool. Soc., Zoologica*, 35 (2) : 133-144.

## Une nouvelle espèce du genre *Trachycarcinus*, *T. crosnieri* sp. nov., de Madagascar (Crustacea Decapoda Brachyura)

par Danièle GUINOT<sup>1</sup>

**Résumé.** — Grâce à un beau matériel récolté au large de Madagascar entre 480 et 720 m, une nouvelle espèce du genre *Trachycarcinus* Faxon est décrite ici : *T. crosnieri* sp. nov.

**Abstract.** — An important material collected near Madagascar in depths between 480 and 720 m is here described as a new species of the genus *Trachycarcinus* Faxon, *T. crosnieri* sp. nov.

**Mots-clefs.** — Brachyura, *Trichopeltarion*, Atelecyclidae, faune bathyale.

D. GUINOT, Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), Muséum national d'Histoire naturelle, 61, rue Buffon, 75231 Paris cedex 05, France.

---

Nous créons cette nouvelle espèce pour un très beau matériel recueilli au chalut sur la côte occidentale de Madagascar par Alain CROSNIER sur le « Vauban » en 1972 et 1973 (pour les diverses localités de récolte du « Vauban », cf. A. CROSNIER, 1978), entre 500-700 mètres environ. Nous sommes heureuse de dédier ce Crabe à son collecteur. Avec plus ou moins de certitude, peuvent être rapportés à *Trachycarcinus crosnieri* sp. nov. deux échantillons récoltés par le navire océanographique « FAO 60 » qui a effectué en 1973 des pêches dans les eaux malgaches proches de Majunga, donc également au large de la côte occidentale.

Le Crabe décrit appartient à la super-famille dénommée classiquement Corystoidea Samouelle, 1819 (cf. GUINOT, 1978 : 255-260), à l'intérieur de laquelle nous avons établi une division spéciale, les Telmessinae Guinot, 1977 (p. 454 ; 1978 : 259), synonyme des Cheiragonidae Ortmann, 1893, appellation non valide, et dont, par ailleurs, nous avons écarté les Bellioidea Dana, 1852 (cf. GUINOT, 1976 : 15-20 ; 1978 : 256 ; 1979). Il prend place avec plus de certitude dans la famille des Atelecyclidae Ortmann, 1893, ou sous-famille des Atelecyclinae Ortmann, 1893, selon le niveau assigné à ce groupement, ce que nous ne discuterons pas dans la présente note.

Trois genres sont présents dans l'Indo-Pacifique :

— *Trachycarcinus* Faxon 1893, dont l'espèce type est *T. corallinus* Faxon, 1893, le genre étant également américain (côtes atlantique et pacifique) et ouest-africain (avec *T. intesi* Crosnier, 1981) ;

1. Collaboration technique et dessins de M<sup>me</sup> Michèle BERTONCINI.

— *Trichopeltarion* A. Milne Edwards, 1880, également américain, et avec pour espèce type *T. nobile* A. Milne Edwards, 1880 ;

— *Pteropeltarion* Dell, 1972, connu par une unique espèce de Nouvelle-Zélande, *P. novaezelandiae* Dell, 1972.

Les différences génériques entre *Trachycarcinus* et *Trichopeltarion*, telles que les auteurs les indiquent, soit pour séparer les espèces américaines (cf. RATHBUN, 1930 : 149, 165, note), soit pour séparer les espèces indo-pacifiques (cf. SAKAI, 1976 : 311), sont faibles, morphotypales ou mal définies, en bref souvent arbitraires. Certains auteurs récents, tels que RICHARDSON et DELL (1964 : 146), DELL (1969 : 370), TAKEDA (1973 b : 34), ont montré que les traits distinctifs (forme de la carapace ; bord antéro-latéral armé d'épines ou bien de dents ; face dorsale lisse, granuleuse ou bien tuberculée) étaient à évaluer de nouveau, en tenant compte des formes américaines, y compris le genre *Peltarion* Jacquinot, 1847, d'Amérique Centrale et du Sud.

Le genre *Trichopeltarion* A. Milne Edwards, 1880, compte trois espèces indo-pacifiques :

- *Trichopeltarion ovale* Anderson, 1896 : Ceylan, la localité type, et Japon (cf. SAKAI, 1965 b : 44, pl. 6, fig. 7 ; 1976 : 314, pl. 103, fig. 2) ;
- *Trichopeltarion fantasticum* Richardson et Dell, 1964 : endémique de Nouvelle-Zélande et des îles Chatham ;
- *Trichopeltarion wardi* Dell, 1968 : Tasmanie.

Le genre *Trachycarcinus* Faxon, 1893, compte actuellement cinq espèces indo-pacifiques :

- *Trachycarcinus glaucus* Alcock et Anderson, 1899 : océan Indien ;
- *Trachycarcinus alcocki* (Doflein, in CHUN, 1903), transféré du genre *Trichopeltarion* au genre *Trachycarcinus* : à l'ouest de Sumatra ;
- *Trachycarcinus balssi* Rathbun, 1932 : Japon, îles Tsushima, Corée ;
- *Trachycarcinus sagamiensis* Rathbun, 1932 : Japon ;
- *Trachycarcinus elegans* Guinot et Sakai, 1970 : Japon

et six espèces, si l'on y ajoute *T. crosnieri* sp. nov. : Madagascar.

Le genre *Pteropeltarion* Dell, 1972, n'est représenté que par une seule espèce, néo-zélandaise, *P. novaezelandiae* Dell, 1972.

Toutes les espèces des trois genres précités ont été récoltées à des profondeurs faibles, à moins de 100 m, mais la plupart d'entre elles vivent aussi dans des eaux plus profondes, jusqu'à 200-400 m, et certaines ont été prises jusqu'à près de 1 000 m.

Nous attribuons provisoirement le Crabe décrit ici au genre *Trachycarcinus* mais, dans le cadre d'une révision taxonomique ultérieure, sa position générique devra être envisagée par rapport au genre *Trichopeltarion*, lequel a priorité. Aucune espèce de l'un ou l'autre genre n'avait jusqu'à présent été capturée à Madagascar. L'espèce la plus proche géographiquement est *Trachycarcinus glaucus* Alcock et Anderson, originaire de Travancore et présent sur la côte d'Afrique du Sud.

**Trachycarcinus crosnieri<sup>1</sup> sp. nov.**

(Fig. 1-4, pl. I, 2-7)

MATÉRIEL EXAMINÉ : Madagascar, 22°21,3' S, 43°03,7' E, « Vauban » CH 96, 480-500 m, A. CROSNIER coll., 27.11.1973 : holotype, ♂ 55 × 75 mm (y compris l'épine épibranchiale cassée) (MP-B12689), paratypes, ♂ 27,8 × 35,4 mm, ♀ 34,1 × 41,4 mm (MP-B12690). Madagascar, 15°18,3' S, 46°10,3' E, « Vauban » CH 49, 500-550 m, vases peu calcaires, A. CROSNIER coll., 8.11.1972 : 1 ♂ juv. 32,7 × 40,6 mm (MP-B12692). Madagascar, 21°24,5' S, 43°13,5' E, « Vauban » CH 90, 640-720 m, A. CROSNIER coll., 26.11.1973 : 1 ♂ 69 × 84,5 mm (MP-B12693).

**DESCRIPTION**

(d'après la série type : cf. fig. 1-4, pl. I, 2-6)

Carapace (sans les épines) plus longue que large, légèrement bombée, avec un bord antéro-latéral plus long que le postéro-laléral et terminé par une épine épibranchiale très développée.

Aires de la face dorsale assez bien délimitées, aussi bien chez les jeunes, mâle (pl. I, 3) et femelle (pl. I, 2), que chez l'adulte (pl. I, 4-5, 7).

Ornementation consistant en tubercules pointus qui, dans la partie centrale de la face dorsale, sont regroupés en amas surélevés. Pubescence formée de soies courtes et claires, simples, plus abondantes, semble-t-il, chez les jeunes que chez l'adulte.

Bord antéro-latéral (pl. I, 2, 3, 4, 5, 7) armé de deux dents (non compris l'exorbitaire) à base large, spiniformes, se dirigeant vers le haut, garnies de spinules accessoires, ainsi que d'une dent épibranchiale beaucoup plus développée, forte à la base, s'effilant à l'extrémité, dirigée plus ou moins horizontalement, également spinifère. Présence d'une épine métabranchiale pointue.

Front formant un rostre avancé, bien détaché, constitué de trois épines : la médiane épaisse à la base et spiniforme ; les deux latérales dirigées obliquement et plus courtes que la centrale.

Bord supra-orbitaire découpé en trois dents épaisses à la base, à extrémité aiguë, de taille équivalente, abritant le pédoncule oculaire grêle, à cornée petite. Bord infra-orbitaire avec une forte épine externe granuleuse, séparée par une large concavité de la dent interne, qui est inclinée.

Article basal antennaire (fig. 1) fixe, remplissant l'hiatus orbitaire ; article 4 cylindrique ; fouets moyennement longs. Bord antérieur de la cavité buccale non défini (cf. fig. 1). Face ventrale garnie de soies formant un revêtement plus épais que sur la face dorsale.

Chélièdes : égaux et similaires chez les juvéniles mâle (pl. I, 3) et femelle (pl. I, 2). Bord supérieur du mérus garni d'épines, surtout chez la femelle juvénile. Carpe à surface granuleuse chez les deux juvéniles et avec une épine pointue à l'angle antéro-interne. Pro-

1. Espèce dédiée à M. Alain CROSNIER, qui l'a récoltée au cours de ses missions à Madagascar.

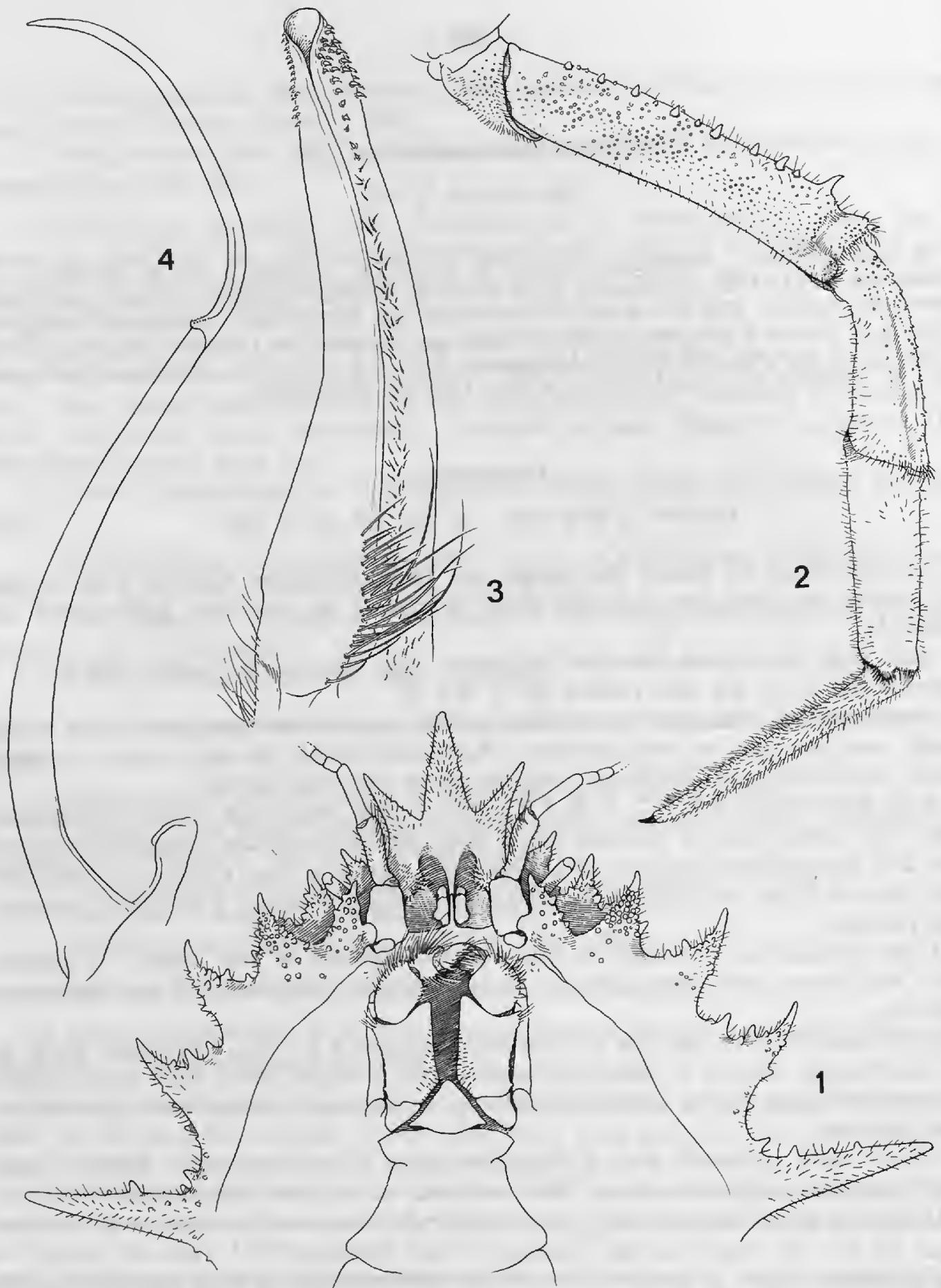


FIG. 1-2. — *Trachycarcinus crosnieri* sp. nov., paratype, ♀  $34,1 \times 41,4$  mm, Madagascar, « Vauban » CH96, 480-500 m, CROSNIER coll., 27.11.1973 (MP-B12690) : 1, face ventrale, région antérieure ( $\times 3$ ) ; 2, p3 ( $\times 4$ ) (pilosité partiellement représentée).

FIG. 3-4. — *Trachycarcinus crosnieri* sp. nov., holotype, ♂  $55 \times 75$  mm, même localité que ci-dessus (MP-B12689) : 3, pl 1 ; 4, pl 2 ( $\times 11,5$ ).

pode avec des spinules sur le bord supérieur chez le mâle juvénile, en partie absentes chez la femelle juvénile ; face externe de la main lisse chez les deux juvéniles ; doigts minces et longs. Chez les juvéniles, chélipèdes avec pubescence assez dense, y compris sur les doigts.

Très forte hétérochérie et hétérodontie chez le mâle adulte (pl. I, 4, 6), l'un des chélipèdes étant extrêmement développé, avec une main massive. Mérus spinuleux sur le bord supérieur. Carpe sublisse, avec rudiments de granules émoussés ; bord interne hérissé de spinules serrées ; une forte dent à l'angle antéro-interne ; à l'articulation avec la main, une saillie dentée et tuberculée. Propode épais, lisse, sauf une-deux spinules mousses proximales et une-deux autres le long du bord, traces d'épines ayant manifestement avorté ; face externe lisse et glabre (pl. I, 6). Doigt mobile épais, incurvé, à bord préhensile presque inerme ; doigt fixe court, à peine denticulé sur le bord préhensile.

Pattes ambulatoires relativement allongées, à mérus spinuleux sur le bord supérieur aussi bien chez les juvéniles (fig. 2, pl. I, 2, 3) que chez l'adulte (pl. I, 4, 7). Surface des articles granuleuse chez les juvéniles, lisse chez l'adulte. Pubescence à la surface des articles ; longues franges de soies sur les bords supérieur et inférieur de tous les articles.

Abdomen formé de 7 segments.

Pl 1 ♂ : fig. 3 ; pl 2 ♂ (fig. 4) plus long que le pl 1.

#### VARIATIONS INDIVIDUELLES

Les trois individus de la série type (pl. I, 2-6), le mâle adulte (holotype, MP-B12689) et les deux juvéniles mâle et femelle (paratypes, MP-B12690), présentent peu de différences individuelles, à part celles liées au sexe et à l'âge.

Le mâle juvénile MP-B12692 (*cf.* matériel examiné) est conforme à la série type, avec toutefois des épines épibranchiales obliquant davantage vers le haut.

Un mâle (pl. I, 7) à chélipède droit démesuré, qui constitue le plus grand individu en notre possession (MP-B12693 du matériel examiné), est également conforme, avec toutefois l'épine épibranchiale légèrement incurvée vers le bas, surtout du côté droit ; les protubérances granuleuses de la face dorsale sont un peu moins marquées que dans la série type.

C'est avec quelques réserves que nous rattachons à *Trachycarcinus crosnieri* sp. nov. :

1) un mâle adulte de 54,2 × 76,3 mm, Madagascar, Majunga, « FAO 60 » coll., sta. 73-66, 23.6.1973, 180-200 m (MP-B12691), qui diffère de la série type par sa face dorsale moins profondément sillonnée, par l'absence d'amas granuleux sur la carapace ; par l'épine épibranchiale légèrement incurvée vers le bas et par la présence de nombreuses spinules entre les épines antéro-latérales (pl. I, 9) ;

2) une femelle de 45,4 × 62 mm, Madagascar, Majunga, « FAO 60 » coll., sta. 73-66, 24.6.1973, 500-650 m (MP-B12694), très proche du précédent, aux amas granuleux de la face dorsale peu marqués (pl. I, 8).

Il est probable que l'étude d'un plus grand nombre d'échantillons montrera que les petites différences relevées ci-dessus entrent dans le cadre des variations individuelles de l'espèce *Trachycarcinus crosnieri* sp. nov.

### REMARQUES

L'espèce la plus proche de *Trachycarcinus crosnieri* sp. nov. semble bien être *Trachycarcinus alcocki* (Doflein, 1903)<sup>1</sup> (*cf.* *Trichopeltarium Alcocki* Doflein in CHUN, 1903 : 531, fig. n. n. ; DOFLEIN, 1904 : 88, pl. 28, fig. 4-5), décrite d'après une jeune femelle d'environ 30 mm de long capturée à l'ouest de Sumatra vers 750 m par l'Expédition « Valdivia ». Cette espèce ne semble pas avoir été retrouvée ; elle n'a été que citée par RICHARDSON et DELL (1964 : 146 : *cf.* sous *Trichopeltarium alcocki*) ainsi que par RATHBUN (1930 : 165), TAKEDA et MIYAKE (1969 : 164), GUINOT et SAKAI (1970 : 203, note), qui proposent son rattachement au genre *Trachycarcinus*.

*T. crosnieri* sp. nov. (pl. I, 2-7) et *T. alcocki* (que nous refigurons d'après DOFLEIN, *loc. cit.* : *cf.* pl. I, 1) ont en commun : la forme générale du corps, ovalaire, aux aires dorsales assez faiblement délimitées ; l'armature antéro-latérale composée de deux épines (non compris l'exorbitaire) longues et aiguës, incurvées vers le haut, et d'une forte épine épibranchiale effilée chez les spécimens de la série type de *T. crosnieri* sp. nov., tout comme chez *T. alcocki* ; l'ornementation de la face dorsale qui consiste en « gekörnelten Höckern » chez *T. alcocki*, s'apparentant aux protubérances granuleuses caractéristiques de *T. crosnieri* sp. nov., avec, chez les deux espèces, la présence de soies courtes, claires. L'épine métabranchiale est aiguë chez *T. crosnieri* sp. nov., comme chez *P. alcocki*.

En fait, par rapport à la description et aux figures de *Trachycarcinus alcocki* (Doflein) (*cf.* pl. I, 1), surtout lorsque nous lui comparons la femelle malgache paratype de 34,1 × 41,4 mm (fig. 1-2, pl. I, 2), de taille similaire, les différences que nous relevons chez *T. crosnieri* portent sur cinq points principaux.

Tout d'abord, on remarque la forme générale du corps, avec net élargissement à mi-hauteur chez *T. crosnieri* sp. nov., absent chez *T. alcocki*.

Une deuxième différence concerne la longueur et la direction de l'épine épibranchiale : chez *T. alcocki*, elle est à peine plus longue que les épines précédentes et elle a la même direction que ces dernières, c'est-à-dire relevée vers le haut ; chez *T. crosnieri* sp. nov., quelle que soit la taille de l'individu, mâle ou femelle (fig. 1, pl. I, 2-7), l'épine épibranchiale est considérablement plus développée que les précédentes et se prolonge dans un plan plus horizontal que les autres. Par ailleurs, chez *T. crosnieri*, toutes les épines antéro-latérales et supra-orbitaires sont plus épaisses à la base que chez *alcocki* où elles sont plus minces et crochues ; par ailleurs, chez *T. crosnieri*, les dents sont recouvertes elles-mêmes de spinules accessoires pointues, ce qui ne ressort ni du texte ni des figures de DOFLEIN pour *T. alcocki* (*cf.* pl. I, 1).

Autre différence, à vérifier toutefois lors de la redécouverte de l'espèce de DOFLEIN, le

1. Dans son ouvrage « Aus den Tiefen des Weltmeeres », notamment lors de l'inventaire des espèces de profondeur récoltées en diverses régions au cours de l'expédition de la « Valdivia », CHUN (édit. 2, 1903 : 551, fig. n. n.) signale « une nouvelle espèce appartenant au bizarre genre *Trichopeltarium* ». La figure non numérotée montre une illustration (la face dorsale seulement) similaire à celle publiée l'année suivante par DOFLEIN (1904, pl. 28, fig. 4), avec la légende suivante : « *Trichopeltarium Alcocki* ♂ n. sp. Dofl. 750 m. Siberut-Strasse. Nat. Grösse (Doflein phot.) ». CHUN attribue donc l'espèce à DOFLEIN, et *T. alcocki* doit prendre, à notre avis, le nom de DOFLEIN (ou Doflein in CHUN, 1903) et non celui de CHUN.

Nous remercions vivement le Dr L. B. HOLTHUIS qui nous a envoyé une photocopie de la page de l'ouvrage de CHUN, 1903, où il est question de *Trichopeltarium Alcocki* (HOLTHUIS, *in litt.* 5 juin 1985).

front est décrit chez *T. alcocki* avec les dents externes un peu plus longues que la médiane chez *T. crosnieri*, où le front forme un rostre plus détaché (pl. I, 2, 5, 7) et où la dent médiane est plus forte, plus longue que les latérales.

L'armature des pattes ambulatoires distingue également les deux espèces. Chez *T. alcocki* (pl. I, 1), les « Meropodit und Carpopodit sind an der vorderen und zum Teil auch an der hinteren Kante mit Stacheln bedekt » (DOFLEIN, 1904 : 89 : on ne voit guère ces épines sur les figures de DOFLEIN, *loc. cit.*) ; par contre, chez *T. crosnieri* (fig. 2, pl. I, 2, 3, 4, 7), le mérus est garni de fortes spinules sur le bord supérieur, le bord inférieur étant seulement granuleux (tout comme la surface de l'article) et le carpe est seulement finement tuberculé, sans épines sur les bords (à tout le moins, chez les jeunes, des petits granules pointus). A la taille de l'holotype mâle ( $55 \times 75$  mm), le mérus et le carpe de p2-p5 sont lisses et, seul, le bord supérieur du mérus porte des épines, la partie proximale de celui-ci étant inerme (petits granules pointus seulement).

Enfin, l'ornementation du carpe des chélipèdes est différente, tout au moins chez les jeunes des deux espèces : chez *T. alcocki* type (femelle juvénile : pl. I, 1), la face externe du carpe porte plusieurs rangées de spinules aiguës, tandis que chez *T. crosnieri* le paratype mâle (pl. I, 3) et le paratype femelle (pl. I, 2), tous deux juvéniles, portent seulement des tubercles sur la face externe de cet article.

*Trachycarcinus crosnieri* sp. nov. ne peut être confondu avec l'espèce de l'océan Indien, *T. glaucus* Alcock et Anderson, 1899 (p. 9 : ALCOCK, 1899 a : 59, pl. 2, fig. 2, 2a ; 1899 b : 101 ; ALCOCK et MACGILCHRIST, 1905, Illustr. « Investig. », pl. 76, fig. 1, 2, 2a ; GORDON, 1953 a : 311, fig. 5B ; 1953 b : 59, fig. 6A), décrit pour quinze spécimens dragués au large de la côte de Travancore à 860 m de profondeur et retrouvé par KENSLEY (1981 a : 75, fig. 10-11 ; 1981 b : 41, liste) sous la forme d'un beau spécimen récolté au large de la côte du Natal entre 625-900 m. Le plus grand individu mâle de l'Inde appartenant à la série type et qui mesure  $18,5 \times 14,5$  mm (il est figuré par ALCOCK, 1899, pl. 2, fig. 2, 2a, et par ALCOCK et MACGILCHRIST, Illustr. « Investig. », pl. 76, fig. 2) a des pinces très inégales avec, à droite, un chélipède massif, encore un peu spinuleux vers le bord supérieur. L'individu sud-africain de  $23,7 \times 22$  mm mentionné par KENSLEY (1981 a, fig. 10) représente, d'après cet auteur, le plus grand mâle connu à ce jour : le chélipède gauche est considérablement développé par rapport au droit et il semble devenu complètement lisse. *T. glaucus*, donc adulte à une taille bien moindre que *T. crosnieri* (voir matériel examiné et pl. I, 2, 4, 6, 7), constitue une espèce de beaucoup plus petite taille que *T. crosnieri*. Les autres différences entre ces deux espèces concernent notamment : l'armature du bord antéro-latéral, consistant chez *T. glaucus* en quatre dents fortes mais non effilées et à peu près d'égale importance (donc pas d'épine épibranchiale allongée comme chez *T. crosnieri*) ; le front, formé chez *T. glaucus* de trois dents non aiguës, d'égale longueur ; les pattes ambulatoires, inermes chez *T. glaucus*, spinuleuses sur le bord supérieur chez *T. crosnieri* (fig. 2).

Les deux autres espèces indo-pacifiques connues du genre *Trachycarcinus* habitent le Japon et son voisinage. *T. balssi* Rathbun, 1932 (p. 36 ; cf. YOKOYA, 1933 : 172 ; SAKAI, 1965 a : 108, pl. 49, fig. 3 ; 1976 : 312-313, pl. 102, fig. 2 ; MIYAKE, K. SAKAI et NISHIKAWA, 1962 : 128 ; KIM, 1973 : 339, 620, pl. 80, fig. 86 ; TAKEDA, 1973 a : 12 : 1973 b : 34), espèce récoltée dans les eaux japonaises et coréennes entre 40 et 276 m, est caractérisée par des aréoles dorsales spinuleuses et tuberculées, par des dents antéro-latérales peu développées, sans dent épibranchiale marquée, par des pattes ambulatoires inermes.

*T. sagamiensis* Rathbun, 1932 (p. 36 ; cf. SAKAI, 1965 a : 108, pl. 49, fig. 4 ; 1976 : 312, pl. 102, fig. 3), est une espèce assez élargie postérieurement, à la face dorsale lobulée et couverte de granules arrondis, aux dents antéro-latérales plates, laciniées, granuleuses, au front formé de lobes confluents, également granuleux.

Quant à *T. elegans* Guinot et Sakai, 1970 (p. 201, fig. 1-6 ; cf. SAKAI, 1976 : 312, fig. 174 a-c, pl. 103, fig. 1), il se distingue de tous les autres *Trachycarcinus* indo-pacifiques par sa carapace au revêtement pilifère très dense d'où émergent les gros tubercles arrondis de la face dorsale, les trois dents pointues du bord antéro-latéral (sans dent épibranchiale marquée) et les trois dents massives du front.

En conclusion, seule l'espèce *T. alcocki* (Doflein) offre des affinités assez étroites avec *T. crosnieri* sp. nov.

Le genre *Trichopeltarion* A. Milne Edwards, si mal défini par rapport à *Trachycarcinus* (cf. supra), ne compte que trois espèces indo-pacifiques, dont aucune ne peut être confondues avec *Trachycarcinus crosnieri* sp. nov. *Trichopeltarion ovale* Anderson, 1896 (p. 103 ; ALCOCK et ANDERSON, 1896, Illust. « Investig. », pl. 25, fig. 4, 4a ; ALCOCK et MACGILCHRIST, 1905, ibid., pl. 75 ; SAKAI, 1965 b : 44, pl. 6, fig. 7 ; 1976 : 314, pl. 103, fig. 2), est une grande espèce à la carapace spinuleuse, au bord antéro-latéral spinifère d'où ne se détachent que quelques dents à peine un peu plus longues, aux pattes garnies de nombreuses épines. Par contre, la magnifique espèce *Trichopeltarion fantasticum* Richardson et Dell, 1964 (p. 145, fig. 1-11 ; cf. DELL, 1968 a : 25 ; TAKEDA et MIYAKE, 1969 : 163, pl. 3B), grande espèce endémique de Nouvelle-Zélande, offre, avec sa forte dent épibranchiale, une armature antéro-latérale de même type que *Trachycarcinus crosnieri*, mais présente par rapport à notre espèce malgache de nombreux traits distinctifs qui ressortent de la description et des excellentes illustrations des auteurs.

*Trichopeltarion wardi* Dell, 1968 (1968 b : 275, fig. 1-5, pl. 16), espèce australienne de l'île Maria en Tasmanie, assez proche de *T. fantasticum*, mais sans longue épine épibranchiale et avec, par contre, trois autres grandes épines antéro-latérales spinifères subégales, s'éloigne davantage de *Trachycarcinus crosnieri* sp. nov.

#### Remerciements

Nous remercions M. Alain CROSNIER qui a eu l'amabilité de nous confier l'étude des *Trachycarcinus* qu'il avait lui-même récoltés au large de Madagascar, au cours de campagnes sur le « Vauban » ; il avait adjoint à ce matériel deux échantillons récoltés par « FAO 60 ». Le Dr L. B. HOLTHUIS, qui a relu notre manuscrit, nous a fait part de ses remarques : nous l'en remercions très vivement. Nous exprimons notre gratitude à M<sup>me</sup> Josette SEMBLAT qui a réuni toute la documentation nécessaire à cette note et qui a préparé le manuscrit. Les dessins sont de M<sup>me</sup> Michèle BERTONCINI, qui nous a également apporté son aide technique ; les photographies, de Jacques REBIÈRE.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALCOCK, A., 1899 a. — An account of the Deep-Sea Brachyura collected by the Royal Indian Marine Survey Ship Investigator. Calcutta, Trustees of the Indian Museum, pp. 1-86, pl. 1-2.
- 1899 b. — Materials for a Carcinological Fauna of India. N° 4. The Brachyura Cyclometopa. Part II. The Families Portunidae, Cancridae and Corystidae. *J. Asiat. Soc. Beng.*, **68**, pt 2 (1) : 1-104.
- ALCOCK, A., and A. R. S. ANDERSON, 1896. — Crustacea. Part IV. Illustrations of the Zoology of the Royal Indian Marine Surveying Steamer Investigator, pl. 16-27.
- ALCOCK, A., and A. R. S. ANDERSON, 1899. — Natural History Notes from H. M. Royal Indian Marine Survey Ship "Investigator", Commander T. H. Heming, R. N., commanding. Ser. III. N° 2. An account of the Deep-Sea Crustacea dredged during the Surveying-season of 1897-1898. *Ann. Mag. nat. Hist.*, (7) 3 : 1-27, 278-292.
- ALCOCK, A., and A. C. MACGILCHRIST, 1905. — Crustacea. Part XI. Illustrations of the Zoology of the Royal Indian Surveying Steamer Investigator, pl. 68-76.
- ANDERSON, A. R.S., 1896. — Natural History Notes from the R. I. M. Survey Steamer "Investigator", Commander C. F. Oldham, R. N., commanding. Series II, N° 21. An account of the Deep Sea Crustacea collected during the season 1894-95. *J. Asiat. Soc. Beng.*, **65**, pt 2 : 88-106 [Brachyura : 102-106].
- CHUN, C., 1903. — Aus den Tiefen des Weltmeeres. Jena. Ed. 2, p. I-IX, 1-592, fig. n.n., pl. n.n., 1 carte.
- CROSNIER, A., 1978. — Crustacés Décapodes Pénéides Aristeidae (Benthesicyminae, Aristeinae, Sole-nocerinae). In : Faune de Madagascar, 46. Paris, ORSTOM-CNRS, p. 1-197, fig. 1-63, tabl. 1-22.
- DELL, R. K., 1968 a. — Notes on New Zealand crabs. *Rec. Dom. Mus.*, Wellington, **6** (3) : 13-28, fig. 1-7, pl. 1-3.
- 1968 b. — A new crab of the genus *Trichopeltarion* from Australia. *Aust. Zool.*, **14**, pt 3 : 275-276, fig. 1-5, pl. 16.
- 1969. — A new Pliocene fossil crab of the genus (*Trichopeltarion*) from New Zealand. *Rec. Canterbury Mus.*, **8** (4) : 367-370, fig. 1-8.
- 1972. — A new genus and species of Atelecyclid Crab from New Zealand. *J. R. Soc. N. Z.*, **2** (1) : 55-59, fig. 1-11.
- DOFLEIN, F., 1904. — Brachyura. In : Wiss. Ergebni. Deutschen Tiefsee Exped. "Valdivia", 1898-1899, 6. Jena, XIV-314 p., 68 fig. Atlas, 58 pl.
- GORDON, I., 1953 a. — On a new crab from Cadaques on the north east coast of Spain (*Sirpus zariqueyi* n. g. and sp.). *Eos, Madrid*, **28** : 303-314, fig. 1-5.
- 1953 b. — On *Sirpus*, a genus of pigmy cancroid crabs. *Bull. Brit. Mus. (nat. Hist.)*, **2** (3) : 43-65, fig. 1-13.
- GUINOT, D., 1976. — Constitution de quelques groupes naturels chez les Crustacés Décapodes Brachyoures. I. La superfamille des Bellioidea et trois sous-familles de Xanthidae (Polydectinae Dana, Trichiinae de Haan, Actaeinae Alcock). *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, (A) **97** : 1-308, fig. 1-47, pl. 1-19.
- 1977. — Données nouvelles sur la morphologie, la phylogénèse et la taxonomie des Crustacés Décapodes Brachyoures. Thèse de Doctorat d'État ès-Sciences soutenue le 21 juin 1977 à l'Université Pierre et Marie Curie. 2 vol. in-fol., pp. I-XV, 1-486, XVI-XXIV, 56 feuilles n.n., 78 fig., 31 pl., 2 fig. n.n., 14 tabl. (ronéotypé).

- 1978. — Principes d'une classification évolutive des Crustacés Décapodes Brachyoures. *Bull. biol. Fr. Belg.*, n. s., 112 (3) : 211-292, fig. 1-3, 1 tabl.
- 1979. — Données nouvelles sur la morphologie, la phylogénèse et la taxonomie des Crustacés Décapodes Brachyoures. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, n. s., (A), Zool., 112 : 1-354, fig. 1-70, pl. 1-27, tabl. 1-5.
- GUINOT, D., et T. SAKAI, 1970. — Un nouveau *Trachycarcinus*, *T. elegans* sp. nov. (Crustacea Decapoda Brachyura). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2<sup>e</sup> sér., 42 (1) : 201-205, fig. 1-8.
- KENSLEY, B., 1981 a. — The South African Museum's Meiring Naude Cruises. Part 12. Crustacea Decapoda of the 1977, 1978, 1979 Cruises. *Ann. S. Afr. Mus.*, 83 (4) : 49-78, fig. 1-11.
- 1981 b. — On the Zoogeography of Southern African Decapod Crustacea, with a distributional checklist of the species. *Smithson. Contrib. Zool.*, (338) : 1-64, fig. 1-4, tabl. 1-2.
- KIM, H. S., 1973. — A catalogue of Anomura and Brachyura from Korea. In : Illustrated Encyclopedia of Fauna and Flora of Korea, Samhwa Publishing Company, pp. 1-694, fig. 1-265, pl. 1-112, tabl. 1-2, 1 carte. (En coréen, avec un catalogue en anglais, pp. 589-670.)
- MIYAKE, S., K. SAKAI and S. NISHIKAWA, 1962. — A Fauna list of the Decapod Crustacea from the coasts washed by the Tsushima warm current. *Rec. oceanogr. Wks Japan*, spec. n° 6 : 121-131.
- RATHBUN, M. J., 1930. — The Cancroid Crabs of America. *Bull. U. S. natn. Mus.*, (152) : xvi + 609, 85 fig., 230 pl.
- 1932. — Preliminary descriptions of new species of Japanese crabs. *Proc. biol. Soc. Wash.*, 45 : 28-38.
- RICHARDSON, L. R., and R. K. DELL, 1964. — A new Crab of the genus *Trichopeltarion* from New Zealand. *Trans. R. Soc. N. Z.*, (Zool.), 4 (7) : 145-151, fig. 1-11.
- SAKAI, T., 1965 a. — The Crabs of Sagami Bay collected by His Majesty the Emperor of Japan. Tokyo, Maruzen Co, pp. i-xvi, 1-206, fig. 1-27 (en anglais), pp. 1-92 (en japonais), pp. 1-32, pl. 1-100, 1 carte.
- 1965 b. — Notes from the Carcinological Fauna of Japan. (II). *Researches Crustacea*, Tokyo, (2) : 37-46, fig. 1-2, pl. 5-6, frontisp. 2-3. (En japonais et en anglais.).
- 1976. — Crabs of Japan and the Adjacent Seas. [Volume en anglais, pp. i-xxix + 1-773, fig. 1-379. Volume en japonais, pp. 1-461. Volume de planches, pl. 1-251]. Tokyo, Kodansha Ltd.
- TAKEDA, M., 1973 a. — Crabs from the sea around the Tsushima Islands. *Bull. biogeogr. Soc. Japan*, 29 (3) : 9-16, 1 fig., 1 tabl. (En japonais, avec un résumé en anglais.)
- 1973 b. — Report on the Crabs from the Sea around the Tsushima Islands collected by the Research Vessel « Genkai » for the Trustees of the National Science Museum, Tokyo. *Bull. Lib. Arts Sci. Course, Nihon Univ. Sch. Med.*, 1 : 17-68, fig. 1-5, tabl. 1-3.
- TAKEDA, M., and S. MIYAKE, 1969. — A small collection of crabs from New Zealand. *Occ. Pap. zool. Lab. Fac. Agric., Kyushu*, 2 (8) : 157-193, fig. 1-7, pl. 1-3.
- YOKOYA, Y., 1933. — On the distribution of Decapod Crustaceans inhabiting the continental shelf around Japan, chiefly based upon the materials collected by S. S. Soyo-Maru, during the years 1923-1930. *J. Coll. Agric.*, Tokyo Imp. Univ., 12 (1) : 1-226, fig. 1-71.



PLANCHE I

1. — *Trachycarcinus alcocki* (Doflein), syntype ♀ de *Trichopeltarium Alcocki*, d'après DOFLEIN, 1904, pl. 28, fig. 4 : ♀ juv., « Nähe der Siberutinseln (Western von Sumatra) », 750 m.
- 2-6. — *Trachycarcinus crosnieri* sp. nov., série type, Madagascar, « Vauban » CH96, CROSNIER coll., 27.11.1973, 480-500 m. 2, paratype, ♀  $34,1 \times 41,4$  mm (MP-B12690) ; 3, paratype, ♂  $27,8 \times 35,4$  mm (MP-B12690) ; 4-6, holotype, ♂  $55 \times 75$  mm (avec l'épine épibranchiale cassée à droite) (MP-B12689) : 4, vue d'ensemble ; 5, gros plan de la carapace ; 6, grande pince.
7. — *Trachycarcinus crosnieri* sp. nov., ♂  $69 \times 84,5$  mm, Madagascar, « Vauban » CH90, CROSNIER coll., 26.11.1973, 640-720 m (MP-B12693) : vue d'ensemble.
- 8-9. — *Trachycarcinus crosnieri* ? sp. nov. 8, ♀  $45,4 \times 62$  mm, Madagascar, Majunga, « FAO 60 » coll., st. 73-66 (MP-B12694) ; 9, ♂  $54,2 \times 76,3$  mm (épine épibranchiale cassée à droite et front endommagé), Madagascar, Majunga, « FAO 60 » coll., st. 73-66 (MP-B12691).

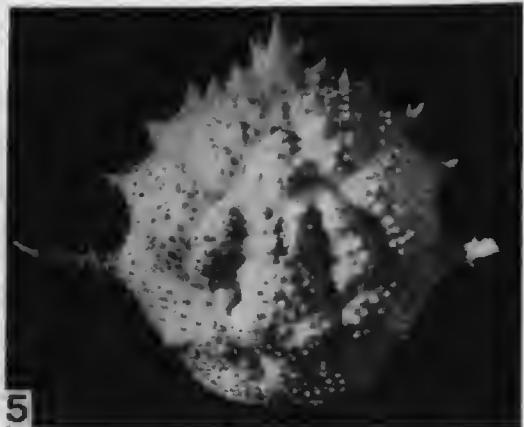


PLANCHE I





## Redescription de la forme cryptoniscienne du Crustacé Isopode *Crinoniscus equitans* Pérez

par Jacqueline BOCQUET-VÉDRINE

**Résumé.** — La forme cryptoniscienne du Crustacé Isopode *Crinoniscus equitans* Pérez est redécrise. Sa diagnose est précisée. La position systématique de *Crinoniscus equitans* et des formes affines dans la superfamille des Cryptoniscoidea est discutée.

**Abstract.** — The cryptoniscium of the epicarid isopod *Crinoniscus equitans* is redescribed, and its diagnosis specified. This is followed by a discussion on the systematic position of *C. equitans* and related forms within the superfamily Cryptoniscoidea.

J. BOCQUET-VÉDRINE, Laboratoire de Biologie et Génétique évolutives du CNRS, F-91190 Gif-sur-Yvette.

---

### INTRODUCTION

L'Isopode Épicaride cryptoniscien *Crinoniscus equitans* a été décrit pour la première fois par C. PÉREZ (1900 *a* et *b*). Les observations de cet auteur portent sur la forme femelle adulte, la larve épicaridienne et la larve cryptoniscienne. La redécouverte de l'espèce à Arcachon et l'étude du développement de la femelle (J. BOCQUET-VÉDRINE et C. BOCQUET, 1972 *a* et *b*) ont permis de confirmer la validité du genre *Crinoniscus* et d'établir ses affinités avec le genre *Leponiscus* Gruvel, 1901 (J. BOCQUET-VÉDRINE et C. BOCQUET, 1972 *c*). Dans le cadre d'une étude comparée des larves cryptonisciennes appartenant aux différentes familles de Cryptoniscoidea, NIELSEN et STROMBERG (1973) ont précisé certains caractères systématiques de *Crinoniscus equitans*.

La famille des Crinoniscidae a été fondée par BONNIER (1900) pour la seule espèce *Crinoniscus equitans*. L'étude de la mue de la larve cryptoniscienne montre cependant que le dispositif de fixation de la jeune femelle sur la ponte de l'hôte, constitué par la deuxième paire de péréiopodes du cryptoniscien qui n'est pas éliminée au cours de l'exuviation (J. BOCQUET-VÉDRINE et C. BOCQUET, 1972 *b*), est identique, chez cette espèce, à celui qui a été décrit par CAULLERY (1908) chez les Liriopsidae. L'existence d'une adaptation aussi spécialisée exclut l'hypothèse d'une convergence et justifiait la transformation de la famille des Crinoniscidae en une sous-famille des Liriopsidae, les Crinoniscinae (J. BOCQUET-VÉDRINE, 1974).

Dès 1895, HANSEN suggérait d'utiliser les caractères de la larve cryptoniscienne dans la systématique du groupe des Cryptonisciens. NIELSEN et STROMBERG (1973) ont eu le mérite de dresser la première liste des caractères morphologiques utilisables en systématique.

L'étude de la forme cryptoniscienne de *Crinoniscus equitans* permet de préciser la diagnose de cette forme. La comparaison avec les formes cryptonisciennes apparentées contribue à une meilleure appréciation du poids des caractères morphologiques larvaires.

#### MATÉRIEL ET MÉTHODE

Les larves cryptonisciennes de l'Isopode *Crinoniscus equitans* ont été récoltées dans le bassin d'Arcachon, à l'intérieur de la cavité incubatrice de l'hôte *Balanus perforatus*. Tous les individus étudiés étaient vagiles.

Le matériel destiné aux observations en microscopie optique a été fixé dans un mélange alcool-glycérine. Le matériel destiné aux observations en microscopie électronique à balayage a été fixé dans la glutaraldéhyde après un lavage préalable à l'eau distillée. Soumis à une déshydratation progressive et à un séchage par la méthode du point critique, les animaux, ombrés à l'or palladium, ont été examinés au M.E.B. de type CAMECA 07 du Laboratoire d'Évolution des Êtres Organisés de l'Université de Paris VI<sup>1</sup>.

Trois individus mâles ont été déposés dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle sous le numéro Is 1997.

#### I. DESCRIPTION DE LA FORME CRYPTONISCIENNE

La longueur de la larve cryptoniscienne de *Crinoniscus equitans* a été mesurée du bord frontal de la tête à l'extrémité postérieure de la rame interne des uropodes, sans les soies, sur un échantillon de vingt-neuf individus. Les mesures s'étaient sur une gamme de tailles allant de 0,96 mm à 1,34 mm (tabl. I). La moyenne arithmétique de la longueur est de 1,18 mm. La larve cryptoniscienne décrite par C. PÉREZ (1900) mesurait 1,1 mm de longueur, mais cet auteur ne précise pas dans quelles conditions la mesure a été prise.

Des chromatophores brun-rouge, bien vus par C. PÉREZ, pigmentent la surface dorsale de l'animal sur laquelle ils forment un motif très constant, caractéristique de l'espèce. La dépigmentation qui s'observe chez certains individus dans la région postérieure au deuxième segment thoracique libre (PÉREZ, 1900 b) précède immédiatement la fixation des larves sur la

TABLEAU I. — *Crinoniscus equitans* au stade cryptoniscien : longueur des individus (en mm). Le nombre des individus correspondant à chaque mesure est indiqué entre parenthèses.

0,96 (1)	1,16 (1)	1,23 (1)	1,30 (1)
1,10 (3)	1,17 (0)	1,24 (1)	1,31 (0)
1,11 (1)	1,18 (1)	1,25 (2)	1,32 (2)
1,12 (0)	1,19 (3)	1,26 (0)	1,33 (0)
1,13 (2)	1,20 (0)	1,27 (1)	1,34 (1)
1,14 (3)	1,21 (1)	1,28 (0)	
1,15 (2)	1,22 (1)	1,29 (1)	

1. Je remercie M<sup>mes</sup> GUILLAUMIN et VAUTRIN pour leur assistance technique.

ponte-hôte et semble liée à l'engagement dans la préparation à la mue. Les animaux examinés *in toto* par transparence présentaient tous des testicules en activité (présence de nombreux spermatozoïdes). Les conditions de récolte (période estivale de fixation) permettent de penser qu'ils étaient dans la phase terminale de leur vie larvaire libre et entraient en reproduction. L'échantillon décrit est homogène aux plans morphologique et ontogénétique (GRYGIER, 1981).

La disposition d'ensemble des appendices, des plaques coxales du thorax et des lames thoraciques qui les prolongent, est visible sur la face ventrale de l'animal (fig. 1).

## 1. Le céphalon et ses appendices

En vue dorsale la capsule apparaît comme une formation semi-circulaire de 35 µm de diamètre, dépourvue de pointes latérales. Des rides irrégulières, parallèles au bord antérieur ornent la cuticule dorsale qui présente de nombreuses petites dépressions circulaires contenant une soie courte. Les yeux, à un seul cristallin, sont situés non loin de la limite latéro-postérieure de la tête. Le bord antérieur de la paroi dorsale de la tête ne se recourbe pas ventralement pour former un bec (pl. I, 1). Ce caractère, qui n'est signalé par aucun auteur, est commun à *Crinoniscus*, à *Liriopsis* et à *Asconiscus* (voir NIELSEN et STROMBERG, fig. 1 et 8). Dans de nombreux autres genres tel que *Hemioniscus*, la paroi dorsale rigide de la capsule céphalique forme, en vue ventrale, une pointe qui s'engage entre la base des antennes, comme le montre l'examen des figures publiées par NIELSEN et STROMBERG (1973) et GOUDEAU (1970).

### a — Antennule (fig. 2 ; pl. I, 2)

L'antennule des Cryptoniscinae est triarticulée. La figure 2 a été réalisée d'après une exuvie de la larve.

La plaque basilaire aplatie, en forme d'aile de papillon, présente un angle antéro-externe acuminé, orné de trois soies orientées vers l'extérieur et disposées en triangle. La soie postérieure, qui est la plus longue et la plus forte, est légèrement courbe. La soie antérieure mesure la moitié de la précédente. La soie intermédiaire plus grêle que les deux autres et flexible s'insère sur le bord externe de l'aile. La marge postérieure de la plaque ne présente pas de denticulations. Elle est ornée de trois soies courtes et fines, disposées sur une ligne partant perpendiculairement de la région médiane du bord postérieur de l'aile. La face ventrale de la plaque basilaire est sillonnée par des rides dont la position est assez constante : une ride sigmoïde s'étire le long du bord interne de l'aile. Trois ou quatre rides transversales principales, disposées en éventail, partent de la région centrale de la ride sigmoïde vers le bord distal de l'aile.

Le second article de l'antennule s'articule sur le bord antéro-externe de la plaque basilaire, en position dorsale. La forme générale de l'article est tronconique. Son bord distal ne présente pas de denticulations, mais une protubérance lobuleuse médiane. L'examen d'une douzaine de spécimens montre qu'il existe une certaine variabilité dans cette région de l'antennule. Des lobes secondaires, au nombre d'un ou deux ou même trois, de plus petite taille que le lobe principal, situés en position ventrale par rapport à lui, peuvent être pré-

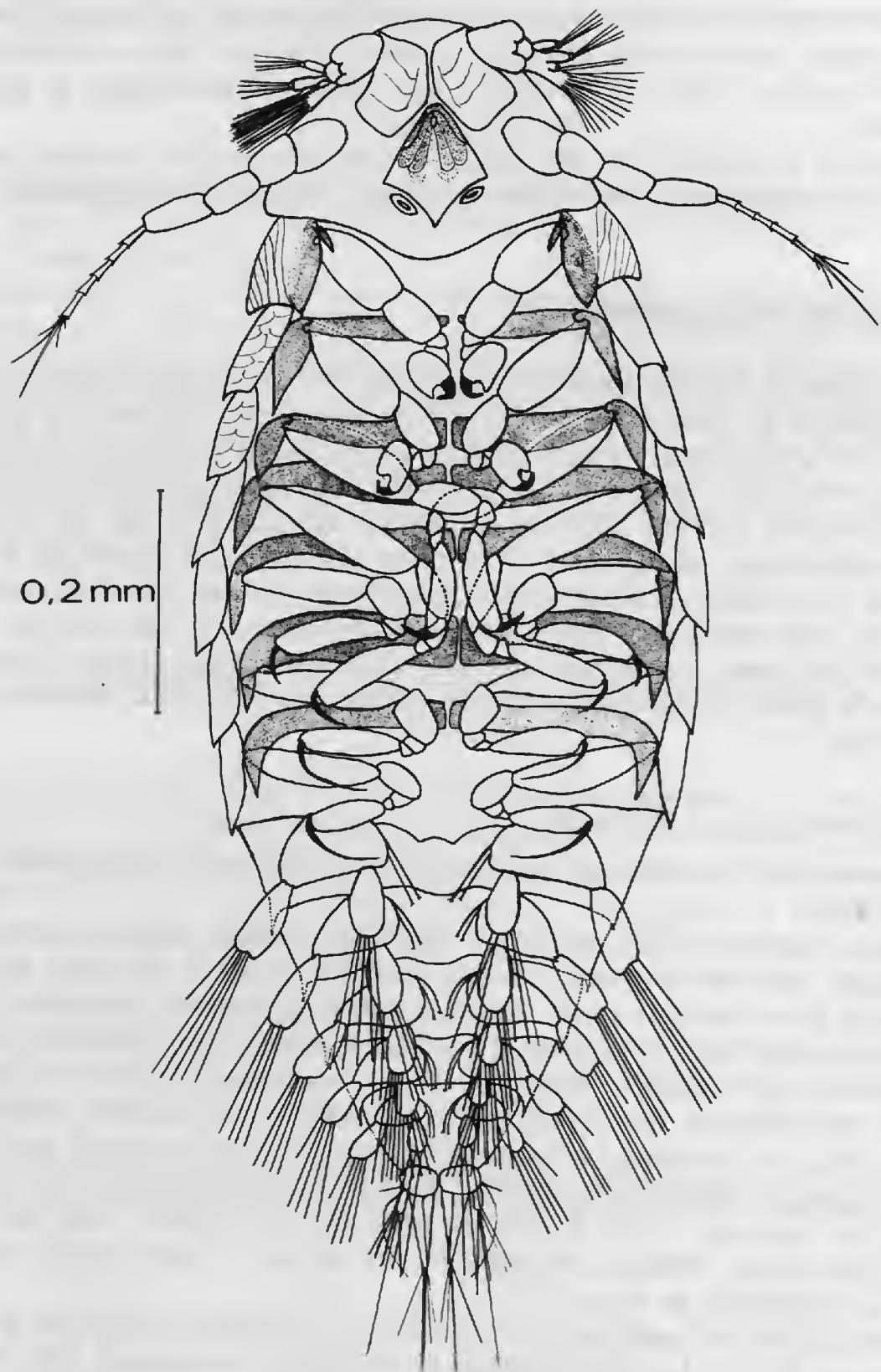


FIG. 1. — *Crinoniscus equitans* Pérez : vue ventrale du stade cryptoniscien.

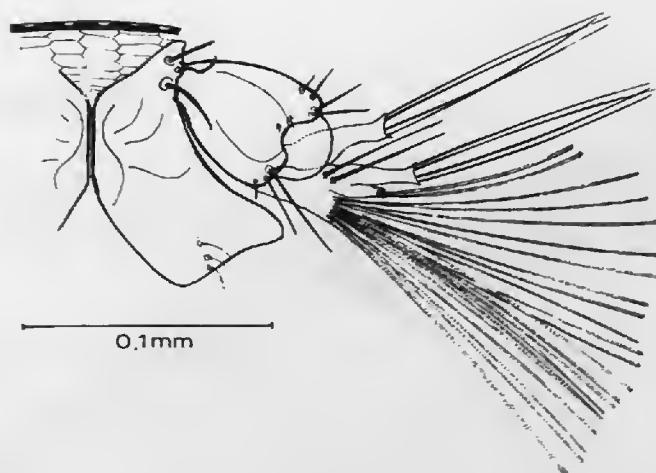


FIG. 2. — *Crinoniscus equitans* Pérez : antennule du stade cryptoniscien.

sents. La sétosité de ce deuxième article comprend un groupe de quatre soies bordant l'angle antéro-distal et un groupe de trois soies ornant l'angle postéro-distal. Ces soies sont d'autant plus longues qu'elles sont plus distales. Deux soies très courtes peuvent être présentes à la base du lobe.

Le troisième article de l'antennule des Cryptonisciens est fondamentalement biramé. La rame ventrale se compose chez *Crinoniscus* d'un flagelle court, lagéniforme tronqué à son extrémité distale, dont émergent quatre soies effilées, glabres et rigides. La rame dorsale est plus complexe. Sa base élargie différencie postérieurement une courte lame aplatie dorso-ventralement, qui s'épanouit distalement en une vingtaine d'esthètes. Cette rame porte à sa base, ventralement, deux soies à bulbes, rigides et glabres, qui émergent derrière le lobe médian du deuxième article de l'antennule, et dont la longueur est approximativement la moitié de celle des soies terminales des flagelles. Le flagelle proprement dit présente la même forme que le flagelle ventral et se termine, comme lui, par quatre longues soies. Sa base se dédouble pour former un minuscule flagelle surnuméraire porteur de deux esthètes.

#### b — Antenne (fig. 3)

L'antenne des Cryptoniscinae comprend une hampe 4-articulée et un fouet 5-articulé. L'étude comparée de cet appendice chez différentes espèces a montré que la sétosité présente, dans l'ensemble du groupe, une remarquable constance (NIELSEN et STROMBERG, 1973). Chez *Crinoniscus* les quatre articles de la hampe présente des sillons à orientation transversale. Ces sillons sont plus longs et plus marqués sur les trois premiers articles que sur le quatrième.

En vue ventrale, le premier article ne présente pas de soie. Le second article présente une soie unique. Le troisième article présente trois soies dont l'une, plus grêle, se termine en balai. Le quatrième article présente quatre soies en balai et une longue soie glabre s'insérant à proximité de l'articulation du fouet. De plus, l'angle interne distal est orné de deux peignes de quatre épines courtes à la base desquelles s'insère une soie glabre. Les articles du flagelle portent distalement deux soies pour le premier, une pour le second, deux pour le troisième, une pour le quatrième, enfin un bouquet de cinq soies terminales pour le cinquième.

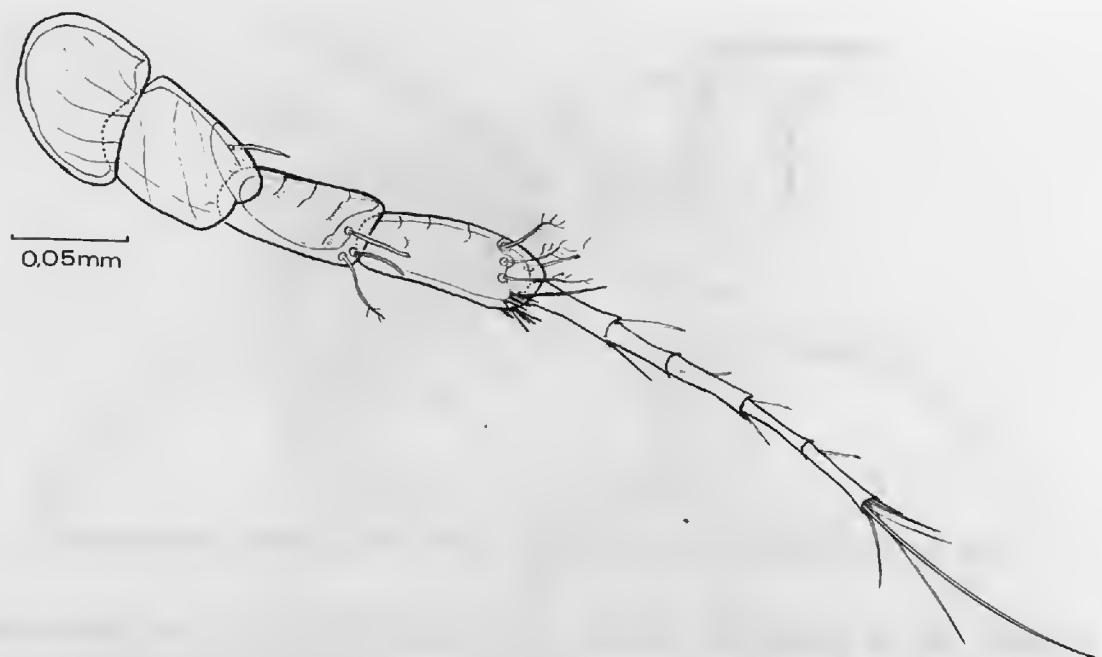


FIG. 3. — *Crinoniscus equitans* Pérez : antenne du stade cryptoniscien, vue ventrale.

c — *Cône buccal* (pl. I, 2, 3, 4)

Chez *Crinoniscus equitans*, la pointe du cône buccal, orientée vers l'avant, s'engage largement dans l'angle formé par le bord interne des plaques basilaires des deux antennules. La disposition d'ensemble des pièces du cône est identique à celle qui a été décrite chez *Hemioniscus balani* par M. GOUDEAU (1969). La lèvre supérieure, qui limite le cône à l'avant, est une pièce tégumentaire rigide, en forme de V renversé entre les bras duquel vient s'encastre la lèvre inférieure de forme losangique. En vue ventrale, les deux pièces présentent une surface rugueuse, ponctuée de petites granulations visibles au microscope optique. Ces granulations dessinent sur chaque pièce des motifs caractéristiques : la lèvre supérieure est ornée d'un dessin festonné (pl. I, 3 et 4), tandis que la lèvre inférieure présente essentiellement quatre motifs pétaloïdes dont les pointes convergent vers l'orifice buccal (pl. I, 2 et 3). L'apex de la lèvre inférieure comporte une zone ovoïde souple, déprimée, divisée par une crête médiane, de part et d'autre de laquelle on distingue une dent orientée postérieurement (pl. I, 4). Le sommet de la crête est fendu sur une courte distance. L'orifice buccal s'ouvre entre la lèvre supérieure rigide et l'apex souple de la lèvre inférieure. Les deux mandibules, styliformes, vrillées, sont visibles par transparence, à la limite des deux lèvres. Leurs extrémités distales, ornées de dents orientées vers l'extérieur, convergent vers l'orifice buccal. Postérieurement au cône buccal, le céphalon est perforé ventralement par deux paires d'orifices (pl. I, 3). Deux pièces ovalaires, adjacentes aux bords postérieurs de la lèvre inférieure, sont perforées d'une fente oblique. Chez *Hemioniscus balani*, GOUDEAU (1969) a pu montrer que ces orifices correspondaient aux débouchés des glandes maxillaires. En position plus médiane et plus postérieure, on distingue deux orifices circulaires, beaucoup plus petits que les orifices des glandes maxillaires, situés de part et d'autre de la pointe de la lèvre inférieure (pl. I, 3). La signification de ces orifices n'est pas connue.

## 2. Le thorax et ses appendices

Le thorax comprend sept segments individualisés dont chacun est porteur d'un péréiopode 6-articulé. Les épimères thoraciques, ou plaques coxales, observés à la base des péréiopodes sont assimilables à des coxopodites (CALMAN, 1909).

### a — Plaques coxales ou épimères (pl. I, 1 et 5 ; fig. 1 et fig. 4, B)

Les plaques coxales sont des différenciations tégumentaires en forme d'écaillles, situées à la base des péréiopodes. Chez les Isopodes (à l'exception du genre *Plakarthrium*), les plaques coxales du premier somite libre sont fusionnées avec le corps. Dans le genre *Crinoniscus*, la marque de cette soudure est figurée par un sillon longitudinal et par une indentation visible à la marge postérieure pleurale du premier somite libre (pl. I, 1 ; fig. 4, B). Les plaques coxales de *Crinoniscus* sont dépourvues de denticulations. Des rides disposées obliquement ornent leur surface. Les plaques coxales des segments deux à sept libres se prolongent antéro-ventralement par une lame transversale qui s'étend jusqu'au plan sagittal de l'animal. Les lames sont d'autant plus larges qu'elles sont plus postérieures. Les lames symétriques sont reliées entre elles par un tégument mince et souple présentant des replis. La première plaque coxale soudée au corps ne se prolonge pas par une lame, mais par une pièce triangulaire (fig. 4, B). Les fossettes articulaires des péréiopodes sont situées dans l'angle formé par les plaques coxales et la lame qui les prolonge (pl. I, 5). Lors de l'exuviation de la larve cryptoniscienne, les plaques coxales et les lames restent solidaires. Comme chez *Hemioniscus* (voir GOUDEAU, 1970), on observe entre les lames des pièces squelettiques intermédiaires, renforçant le tégument ventral.

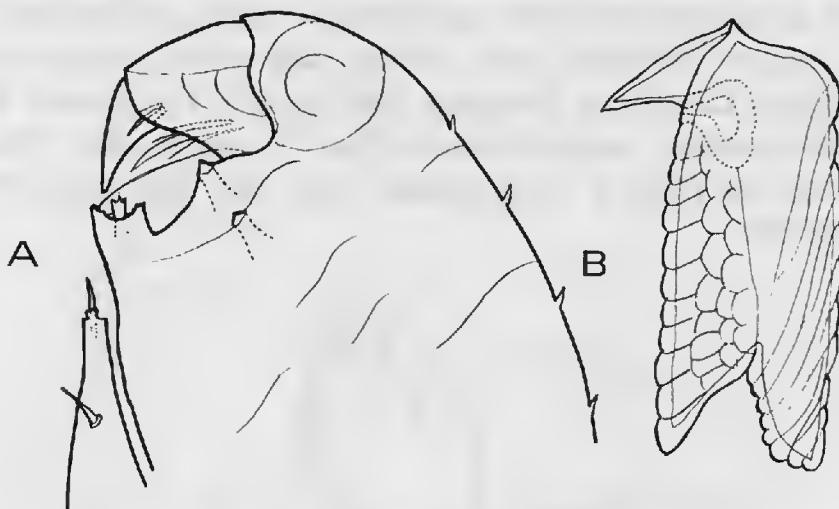


FIG. 4. — *Crinoniscus equitans* Pérez : A, détails du propode et du dactylopode du péréiopode 1 ; B, plaque coxale du premier segment thoracique libre.

### b — Les péréiopodes (fig. 4, 5, 6 et 7)

Les péréiopodes présentent un aplatissement antéro-postérieur particulièrement marqué au niveau du propode. La face antérieure de ces appendices est accessible à l'observation

lorsque l'animal est examiné en vue ventrale. Le dactylopode se rabat sur le bord ventral du propode. Le bord opposé est le bord dorsal.

On observe, du péréiopode 1 au péréiopode 7, un accroissement de longueur de ces appendices (fig. 1). Cet allongement affecte plus particulièrement le dactylopode et le propode, dont la forme se modifie.

La comparaison entre les articles homologues des sept paires de péréiopodes permet de distinguer trois types morphologiques :

— les péréiopodes 1 et 2, ou gnathopodes, dont le propode est globuleux, et dont le dactylopode, réduit, a une longueur égale à la largeur du propode, sur laquelle il se rabat, sans le dépasser ;

— les péréiopodes 3, 4 et 5, dont le propode allongé présente un profil rectangulaire, le dactylopode présentant une longueur approximativement double de la largeur de ce propode ;

— les péréiopodes 6 et 7, dont le propode prend une forme oblongue et dont le dactylopode est aussi long que le propode.

### 1. Péréiopodes 1 et 2 ou gnathopodes (fig. 4, A et 5)

Courts et trapus, ces appendices sont toujours repliés sur la face ventrale du thorax. Le basipodite, de forme oblongue, est le plus long des articles de l'appendice. Les bords dorsal et ventral sont légèrement convexes. L'allongement du basipodite de P2 est un peu plus marqué que celui du basipodite de P1. Le basipodite des gnathopodes est dépourvu de sétoïdité.

L'ischiopodite de P1 et P2 est arqué, son bord ventral convexe étant plus long que le bord distal porteur d'une paire de lobes délimitant une concavité dans laquelle le propode peut s'encastrer. Comme le basipodite, l'ischiopodite est glabre.

Le méropodite et le carpopodite sont des articles courts, de contour triangulaire. Leurs bords dorsaux, très réduits, s'effilent pour former une épine, longue chez le méropodite, courte chez le propode. Les bords ventraux sont droits. Ils portent à l'angle distal une longue soie chez le méropodite, une soie courte chez le carpopodite. Ces soies émergent de dépressions cuticulaires. De plus, le carpopodite porte une soie paire très courte au quart distal de son bord ventral.

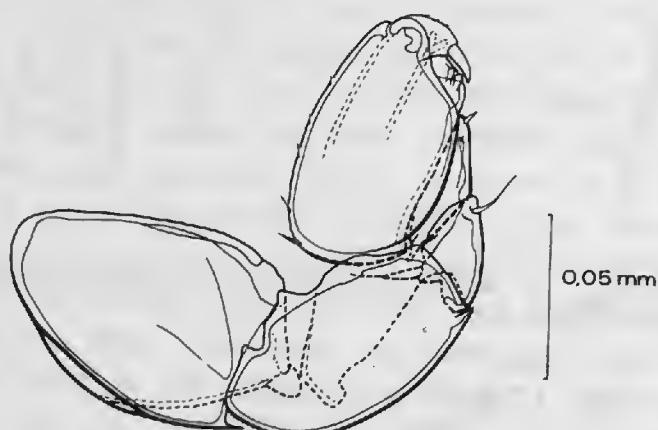


FIG. 5. — *Crinoniscus equitans* Pérez : péréiopode 1.

Le propodite globuleux s'articule sur le carpopodite par sa face ventrale. La partie distale de cette face ventrale (fig. 4, A) présente un méplat sur lequel peut se rabattre le dactylopodite, entre deux soies tricuspides, en éventail ornant symétriquement les marges distales de ce méplat. Ces soies émergent de dépressions bordées de deux épines très courtes. Sur ses faces antérieure et postérieure, l'article porte deux épines courtes, s'insérant à proximité de l'articulation avec le dactylopodite. La surface du propodite est ornée d'une série de plis obliques. Enfin, le bord dorsal convexe de l'article est garni de cinq soies courtes.

Le dactylopodite de P1 et P2, remarquablement court, se termine par une dent en bec d'aigle. Ce dactylopodite porte deux paires de soies : une paire de soies à insertion proximale se singularise par la présence de deux barbules ; une paire de soies distales, simples, plus courtes, s'insère de part et d'autre de la dent.

L'ensemble propodite-dactylopodite des gnathopodes forme un appareil de préhension assimilable à une pince.

## 2. Péréiopodes 3, 4 et 5 (fig. 6, A, B, C)

Le basipodite et l'ischio podite de ces appendices sont plus longs et plus minces que ceux des gnathopodes, mais ils conservent la même forme. En particulier, le bord dorsal de l'ischio podite reste bilobé. Le mériopodite et le carpopodite gardent un contour triangulaire. Le mériopodite est orné distalement de deux longues soies, l'une ventrale, l'autre dorsale. Le carpopodite des péréiopodes 3, 4 et 5 présente, comme celui des gnathopodes, une épine à son angle distal. Une soie fine s'insère sur sa face antérieure.

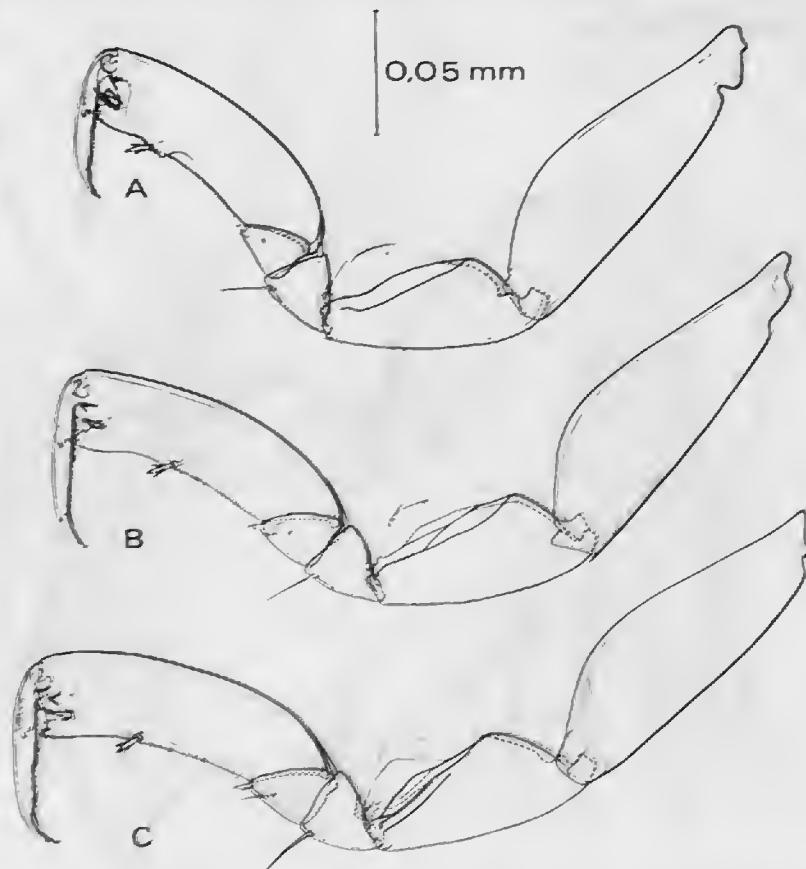


FIG. 6. — *Crinoniscus equitans* Pérez : péréiopodes 3, 4 et 5 du stade cryptoniscien (A, B, C respectivement).

Le propodite est profondément différent par ses proportions de celui des gnathopodes. C'est un article allongé, arqué, dont le bord dorsal est convexe et le bord ventral, garni d'une frange de petites soies, légèrement concave. L'extrémité distale, tronquée, présente deux épaulements, symétriques, délimitant une zone déprimée dans laquelle le dactylopode peut se rabattre. Une soie paire, palmée, s'insère sur l'épaulement. Sur le bord ventral de l'article, à mi-longueur, une épine impaire, accompagnée de deux fines soies, marque la limite postérieure de la dépression. Distalement, du fond de celle-ci, émergent une épine située à proximité de l'articulation avec le dactylopode et une écaille mince et transparente probablement impaire.

Le dactylopode, beaucoup plus long que celui des gnathopodes, se termine par une griffe flanquée d'une paire de soies courtes, fines, paires, orientées vers sa pointe. A mi-longueur de cet article, on observe deux minuscules écailles situées à la limite distale d'une frange de soies courtes et fines. Le bord ventral de l'article est également frangé de soies courtes.

### 3. Péréiopodes 6 et 7 (fig. 7, A et B)

Les basipodite, ischiopodite, mériopodite et carpopodite des péréiopodes 6 et 7 sont identiques à ceux du type précédent.

L'extrémité distale du propodite, qui était anguleuse dans le type 3-5, s'effile. La marge ventrale de cet article est ornée d'épines sur les deux tiers distaux de sa longueur. Une forte soie impaire, tridentée, insérée sur le bord ventral de l'article marque la limite proximale de la région épineuse ; en position distale une paire de soies tridentées est située à la base de l'articulation avec le dactylopode.

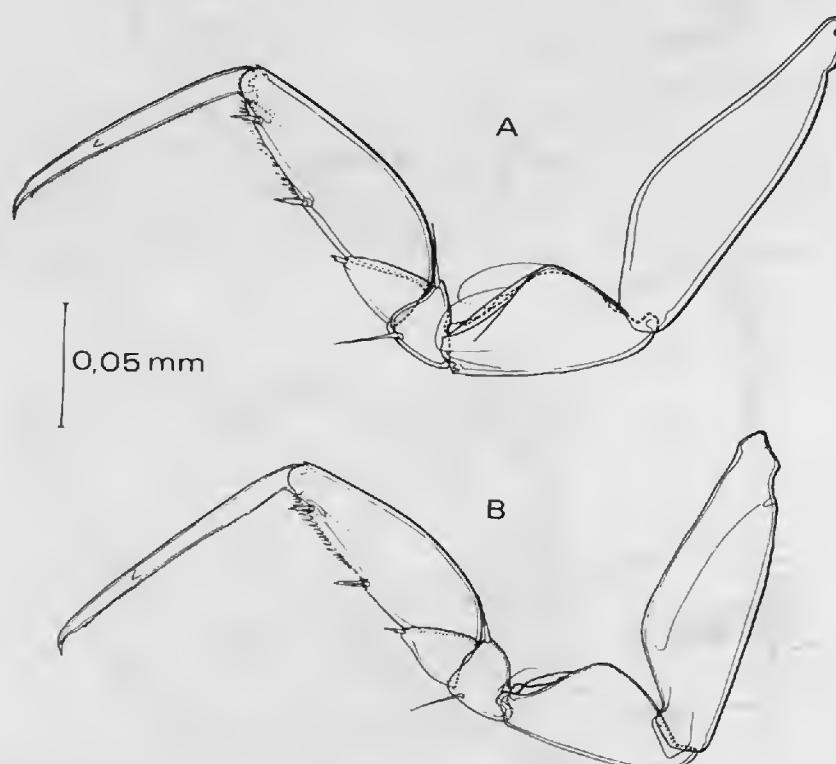


FIG. 7. — *Crinoniscus equitans* Pérez : péréiopodes 6 et 7 du stade cryptoniscien (A et B respectivement).

Le dactylopode de P6-P7 atteint la même longueur que la face postérieure du propode. Il se termine par une courte griffe recourbée ventralement, flanquée à sa base d'une soie paire très courte. Il porte une écaille paire au tiers distal de sa longueur. Son bord ventral est finement barbelé.

Le périopode 7 diffère du périopode 6 par un propode légèrement plus court, pourvu d'une frange d'épines ventrales plus robustes.

### 3. L'abdomen et ses appendices

L'abdomen 5-articulé porte cinq paires de pléopodes. Chez les Cryptonisciens, cette région du corps, dont la morphologie est très constante, présente un intérêt systématique réduit.

Les pléopodes (pl. I, 6 ; fig. 8, A et B) sont des appendices aplatis constitués d'un symподite large, hémicirculaire, sur lequel s'articulent côté à côté, en position distale, deux rames externe et interne. La taille des pléopodes décroît de la première à la cinquième paire, sans que leur forme présente de modification. Couchés sur leur face postérieure, ils se recouvrent partiellement.

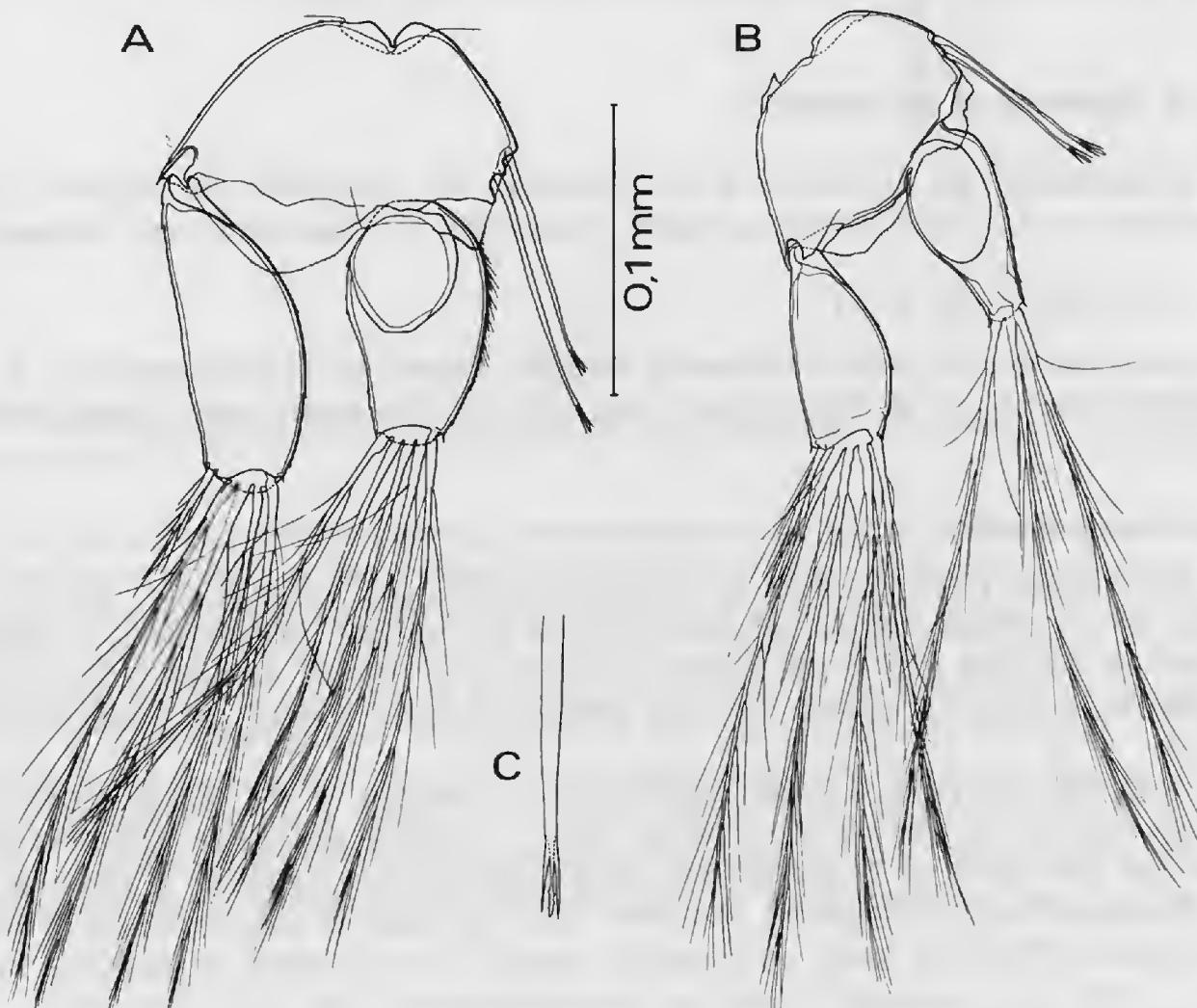


FIG. 8. — *Crinoniscus equitans* Pérez : pléopodes 1 et 5 du stade cryptoniscien (A et B respectivement), avec l'extrémité grossie d'une soie du symподite (C).

Les sympodites portent tous du côté interne deux soies longues, flexibles, trifurquées à leur extrémité qui se termine par une dent centrale en fer de lance, finement denticulée sur ses bords et flanquée de deux dents effilées et lisses.

La rame externe, ou exopodite, montre un bord externe presque rectiligne et un bord interne légèrement renflé garni de trois ou quatre soies très courtes et espacées. Distalement, cet exopodite se termine par cinq soies plumeuses dont la plus externe, nettement plus courte, s'insère isolément à l'angle distal externe de l'article. Les quatre soies plus internes atteignent deux fois environ la longueur de l'article sur lequel elles s'insèrent par une base commune.

L'endopodite est nettement plus court et plus globuleux que l'exopodite. Par transparence, on distingue sur sa face dorsale une large dépression circulaire. Le bord interne est frangé de soies.

Chez les quatre premières paires de pléopodes, l'endopodite porte cinq soies longues et plumeuses. L'endopodite du cinquième pléopode n'en comporte que trois. La soie la plus interne s'insère isolément sur l'article. Les soies les plus externes (quatre pour les quatre premiers pléopodes, deux pour le cinquième) s'insèrent par une base commune sur la partie distale de l'exopodite. La surface antérieure des pléopodes porte des rides peu profondes (pl. I, 6) dessinant des lobes à l'extrémité distale des deux rames.

#### 4. Le pléotelson et les uropodes

La morphologie du pléotelson et des uropodes est susceptible de fournir, chez les Cryptonisciens comme chez d'autres groupes d'Isopodes, de bons caractères systématiques.

##### a — *Pléotelson* (fig. 9, A)

Le pléotelson est une pièce en écusson, bombée, dépourvue de denticulations, se terminant postérieurement par un lobe arrondi. Une série de rides transversales ornent la surface de la pièce.

##### b — *Uropodes* (fig. 9, B)

La pièce basilaire (sympodite), de contour grossièrement rectangulaire, mesure 50  $\mu\text{m}$  sur 30  $\mu\text{m}$ . Elle s'allonge transversalement au corps de l'animal. Dorsalement, le pléotelson la recouvre en majeure partie. Elle s'articule sur la face ventrale de celui-ci au niveau de deux fossettes articulaires situées l'une en position latérale, l'autre en position médiane (fig. 9, A).

Le sympodite est garni, sur ses côtés externe et interne, d'une frange de soies plus longues du côté interne que du côté externe. Dans la fossette articulaire latéro-externe, on distingue une soie rigide de 20  $\mu\text{m}$  de long. À l'angle postéro-externe de la pièce, à proximité de l'articulation de l'exopodite, s'insèrent une soie rigide et courte (20  $\mu\text{m}$  de long) et une soie longue (80  $\mu\text{m}$  de long), en forme de faufile, qui se courbe en direction du plan médian.

Sur le bord distal interne du sympodite, s'articulent côté à côté l'exopodite et l'endopodite de dimensions très inégales. L'exopodite petit, tubulaire, mesure 10  $\mu\text{m}$  de diamètre sur

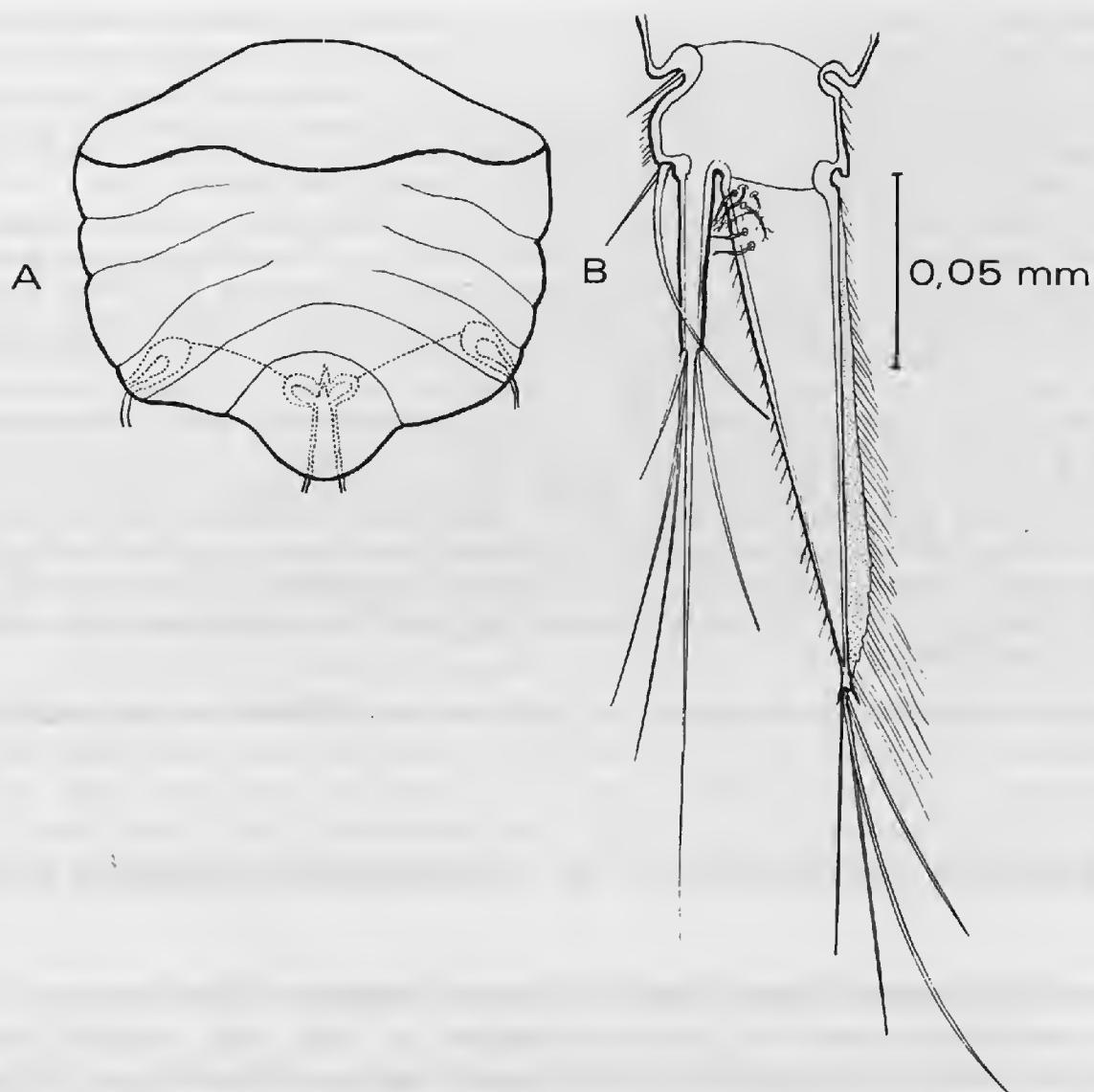


FIG. 9. — *Crinoniscus equitans* Pérez : A, pléotelson du stade cryptoniscien en vue dorsale ; B, uropode gauche en vue dorsale.

50  $\mu\text{m}$  de long ; il se prolonge par cinq soies inégales, dont la plus longue atteint 150  $\mu\text{m}$  de long. L'endopodite est une lame triangulaire mesurant 25  $\mu\text{m}$  de large à la base et 120  $\mu\text{m}$  de longueur environ. Le bord externe de cette lame est garni d'une frange de soies régulières de même longueur, fines et relativement espacées. Le bord interne, plus épais, se prolonge par un méplat garni de nombreuses soies qui s'allongent progressivement de la base de la rame vers la pointe postérieure. La surface dorsale de l'endopodite est ornée à son angle antéro-externe de six soies courtes réparties en deux groupes. Les quatre soies les plus antérieures se terminent en balai. Les deux soies postérieures plus rigides sont des soies simples. La pointe postérieure de l'endopodite, tronquée, se prolonge par quatre soies rigides. La plus longue de ces soies mesure approximativement la même longueur que l'endopodite.

#### DIAGNOSE DE LA LARVE CRYPTONISCIENNE DU GENRE *Crinoniscus* Pérez, 1900

Larve mesurant de 1,1 mm à 1,3 mm de long du bord frontal à l'extrémité de la rame interne des uropodes sans les soies.

Yeux présents, comportant une lentille unique. Bord frontal du céphalon arrondi, ne se recourbant pas pour former une pointe entre les antennules. Article basilaire de l'antennule en forme d'aile de papillon ; bords antérieur et postérieur lisses ; groupe de trois soies postérieures courtes ; groupe de trois soies antérieures inégales, la soie postérieure étant la plus longue ; deuxième article de l'antennule non denticulé présentant au moins un lobe distal. Cône oral dirigé vers l'avant ; lèvres supérieure et inférieure ornées de petites tubérosités ; lèvre inférieure portant une paire de dents.

Plaques coxaux non denticulées. Gnathopodes dont le dactylopode court est porteur de deux paires de soies disposées de part et d'autre de la dent terminale ; propode globuleux porteur distalement d'une paire de soies en écaille et de deux paires de dents. Péréiopodes 3 à 5 dont le propode est porteur d'une soie paire en éventail, d'une épine paire et d'une soie en écaille (paire ?) ; sur le bord ventral une soie tridentée impaire, à mi-longueur de l'article. Péréiopodes 6 et 7 possédant un dactylopode aussi long que le propode ; propode fuselé porteur, en position distale, d'une soie paire tridentée en éventail et, en position ventrale, d'une soie tridentée impaire à mi-longueur de l'article.

Pléotelson en écusson dépourvu de dents. Sympodite de l'uropode portant du côté externe une soie proximale courte et deux soies distales dont la plus longue est courbe ; exopodite des uropodes cylindrique, mesurant la moitié de la longueur de l'endopodite et terminé par cinq longues soies ; endopodite des uropodes triangulaire, portant dorsalement à sa base six soies courtes (quatre soies en balai et deux soies glabres), terminé par quatre longues soies glabres ; bords interne et externe de l'endopodite frangés de soies, celles du bord interne plus longues et plus fournies que celles du bord externe. Tube anal absent.

Le genre *Crinoniscus* ne compte qu'une seule espèce : *Crinoniscus equitans* Pérez, 1900.

## II. POSITION SYSTÉMATIQUE DE *CRINONISCUS EQUITANS* PÉREZ

Le genre *Crinoniscus* demeure depuis sa création (PÉREZ, 1900) un genre monospécifique. La comparaison avec les formes apparentées ne peut donc s'établir qu'au niveau intergénérique. Le mâle Cryptoniscien de *Crinoniscus equitans* a fait l'objet de deux descriptions antérieures partielles (PÉREZ, 1900 ; NIELSEN et STROMBERG, 1973). J'envisagerai d'une part de préciser les rapports du genre *Crinoniscus* avec les formes affines regroupées dans la sous-famille des Crinoniscinae Bocquet-Védrine, 1974, et de dégager les caractères communs aux formes de la famille des Liriopsidae *sensu lato* (J. BOCQUET-VÉDRINE, 1974) et d'autre part de situer cette famille au sein de la superfamille des Cryptoniscoidea.

### A — LES FORMES AFFINES DE *Crinoniscus equitans* : LA SOUS-FAMILLE DES CRINONISCINAЕ

La sous-famille des Crinoniscinae Bocquet-Védrine, 1974, comprend actuellement trois genres : *Crinoniscus* Pérez, 1900, *Leponiscus* Gruvel, 1902, et *Proteolepas* Darwin, 1854.

*Proteolepas* Darwin, représenté par une seule espèce, *P. bivincta*, n'est connu que par la description d'une jeune femelle dont DARWIN avait fait le type de l'ordre des Cirripèdes Apodes. J'ai pu montrer que cette forme devait être rapportée aux Cryptonisciens (J. BOCQUET-VÉDRINE, 1972 et 1979 b) et qu'il existait une forte présomption pour que *Proteolepas* soit, en réalité, un *Leponiscus*, les deux genres parasitant des Cirripèdes pédonculés du genre *Heterolepas* (J. BOCQUET-VÉDRINE, 1974). Le mâle et la femelle de *Leponiscus alepadis* sont connus par la description de GRUVEL (1902).

La comparaison entre les mâles de *Crinoniscus* et *Leponiscus* montre que cinq caractères permettent de rapprocher ces deux formes : la forme générale de l'article basilaire de l'antennule ; l'absence de denticulations sur le bord postérieur de cette pièce ; la présence d'un mamelon sur le deuxième article de l'antennule (situé à tort par GRUVEL sur le troisième article, mais bien représenté dans la figure 3 pl. I) ; l'absence de denticulations des plaques coxaes ; le caractère « normal » des péréiopodes 6 et 7, dont le propode est aussi long que le dactylopodite.

Les mâles de *Crinoniscus equitans* et de *Leponiscus alepadis* diffèrent probablement par des caractères minimes que la description, trop sommaire, de GRUVEL ne permet pas de discerner.

Le développement de *Crinoniscus equitans* à l'état femelle a été précédemment étudié (J. BOCQUET-VÉDRINE et C. BOCQUET, 1972 *a* et *b* ; J. BOCQUET-VÉDRINE, 1974 et 1979 *a*). La comparaison avec les figures de GRUVEL (1902), ainsi que l'examen d'une collection de *Leponiscus alepadis* réunie par L. LAUBIER montrent que cette espèce s'embryonne à un stade par lequel passe transitoirement *Crinoniscus* avant l'apparition de ses expansions ali-formes (J. BOCQUET-VÉDRINE et C. BOCQUET, 1972 *a*). Les deux formes seraient donc orthogénétiques. La découverte ultérieure de jeunes femelles venant de subir leur mue d'inversion sexuelle et présentant, comme *Crinoniscus*, une persistance de la deuxième paire de péréiopodes du mâle confirmera probablement ce point de vue. Si on admet que ce stade de développement est bien celui qui a été décrit par DARWIN (1854), sous le nom de *Proteolepas bivincta* la sous-famille des Crinoniscinae ne comporte que deux genres très étroitement apparentés : *Leponiscus* et *Crinoniscus*.

#### B — LA FAMILLE DES LIRIOPSIDAE *sensu lato* J. BOCQUET-VÉDRINE, 1974

La famille des Liriopsidae, au sens large, comprend deux sous-familles : les Crinoniscinae (= Crinoniscidae Bonnier, 1900) et les Liriopsinae (= Liriopsidae Bonnier, 1900).

La transformation de la famille des Crinoniscidae en une sous-famille des Liriopsidae n'altère pas l'unité de ce taxon.

Selon CAULLERY (1908), l'unité des Liriopsidae Bonnier (= Liriopsinae Bocquet-Védrine) ressort de la manière dont se différencie la cavité incubatrice, de la morphologie des deux formes larvaires (épicaridienne et cryptoniscienne), des caractères de la métamorphose et de l'évolution de la femelle.

Le rapprochement des figures de CAULLERY (1908) et de PÉREZ (1900 *b*) montre que chez les Liriopsidae comme chez les Crinoniscinae la cavité incubatrice de la femelle adulte est fermée par un « raphée » ventral, aux deux extrémités duquel un orifice permet la circulation de l'eau de mer. Je suis en mesure de confirmer cette observation. D'autre part, la jeune femelle de *Crinoniscus*, issue de la mue d'inversion sexuelle est identique à celle des Liriopsidae (J. BOCQUET-VÉDRINE et C. BOCQUET, 1972 ; J. BOCQUET-VÉDRINE, 1974).

Les critères larvaires de l'appartenance aux Liriopsidae Bonnier sont les suivants, d'après CAULLERY : larve épicaridienne présentant une inégalité des deux rames des uropodes (exopodite grêle terminé par des soies plumeuses, endopodite commençant beaucoup plus en arrière et portant des soies robustes s'élargissant à leur extrémité ; présence d'une forte soie plumeuse à la base de l'exopodite) ; larve cryptoniscienne ayant des yeux bien

développés, un article basal des antennules à bord lisse, les bords des épimères thoraciques non denticulés. La larve épicaridienne de *Crinoniscus equitans*, décrite par PÉREZ (1900), n'a pas été réétudiée.

Les larves cryptonisciennes de *Crinoniscus equitans* et de *Leponiscus alepadis* possèdent les trois caractères retenus par CAULLERY comme critères de l'appartenance aux Liriopsidae Bonnier.

En ce qui concerne la présence d'yeux à une seule lentille, les réserves à faire sur la validité de ce caractère ont été exprimées par NIELSEN et STROMBERG (1973). Chez tous les Liriopsidae *sensu lato* connus jusqu'ici, le caractère lisse du bord postérieur de l'antennule est associé au caractère lisse des épimères. Cependant, dans le genre *Nococryptus*, décrit par SCHULTZ (1977), dont les affinités avec les Liriopsidae sont probables, le bord des antennules est lisse et les plaques coxaless dentées.

Pour NIELSEN et STROMBERG (1973), les particularités des péréiopodes 6 et 7 de la larve cryptoniscienne dont le propode est court et le dactylopode long constituent des critères de la famille des Liriopsidae Bonnier, 1900 (= Liriopsinae J. Bocquet-Védrine, 1974). CAULLERY (1908) considérait ces caractères comme génériques. Chez *Danalia* et *Liriopsis*, qui sont les formes les mieux connues, la réalisation du caractère ne s'effectue pas d'une manière identique. Chez *Crinoniscus* et *Leponiscus*, le propode des péréiopodes 6 et 7 est aussi long que le dactylopode. Cette disposition est un critère qui permet de distinguer, au stade Cryptoniscien, la sous-famille des Crinoniscinae de celle des Liriopsinae. L'unité de la famille des Liriopsidae, au sens large, est également confirmée au stade cryptoniscien, par d'autres caractères, bien mis en évidence par l'étude de NIELSEN et STROMBERG (1973) : la réduction des soies, très courtes, situées sur le bord postérieur du premier article de l'antennule, la forme de cet article (le bord distal est nettement concave et le bord proximal convexe), enfin l'absence de véritables dents sur le bord distal du deuxième article de cet appendice.

#### C — LA PLACE DES LIRIOPSIDAE *sensu lato* DANS LA SUPERFAMILLE DES CRYPTONISCOIDEA

Parmi les Cryptoniscoidea, deux familles se singularisent, au stade Cryptoniscien, par un article basilaire de l'antennule à bord lisse : la famille des Liriopsidae et celle des Asconiscidae représentée par une seule espèce, *Asconiscus simplex* Sars, 1899. Cette dernière forme se différencie nettement de tous les représentants connus des Liriopsidae par les caractères de son antennule. La pièce basilaire de cet appendice, allongée antéro-postérieurement, au bord proximal rectiligne et au bord postérieur pourvu de deux soies remarquablement longues (NIELSEN et STROMBERG, 1973), et le second article fortement denticulé possèdent des caractères très éloignés de ceux des Liriopsidae. Le grand développement de la rame externe de l'uropode d'*Asconiscus simplex* particularise, par ailleurs, cette espèce dont le cycle de développement n'est pas connu. Les dessins de la jeune femelle et de la femelle âgée donnée par SARS (1899) ne nous renseignent, en effet, ni sur l'appareil de fixation, si sur le type de la cavité incubatrice.

En conclusion, l'étude de la forme Cryptoniscienne de *Crinoniscus equitans* confirme l'unité de la famille des Liriopsidae *sensu lato*. Les caractères des deux premiers articles de l'antennule suffisent à définir cette famille et l'opposent à toutes les autres familles de

Cryptoniscoidea. La sous-famille des Crinoniscinae se différencie de celle des Liriopsinae par les caractères des péréiopodes 6 et 7 : le propode des Liriopsinae est nettement plus court que le dactylopodite ; ces deux articles sont d'égale longueur chez les Crinoniscinae.

### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BOCQUET-VÉDRINE, J., 1972. — Suppression de l'ordre des Apodes (Crustacés Cirripèdes) et rattachement de son unique représentant, *Proteolepas bivincta*, à la famille des Crinoniscidae (Isopodes Cryptonisciens). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **275** : 2145-2148.
- 1974. — Parenté phylogénique des Isopodes Cryptonisciens rangés jusqu'ici dans les familles des Liriopsidae et des Crinoniscidae. In : L. ARVY, Recherches Biologiques contemporaines. Imp. Vagner, 3, rue du Manège, 54000 Nancy, France.
- 1979 a. — La croissance tégumentaire et ses rapports avec la mue chez *Crinoniscus equitans* (Crustacé Isopode Cryptoniscien). *Archs. Zool. exp. gén.*, **120** : 45-63.
- 1979 b. — Interprétation actuelle de la description de *Proteolepas bivincta* Darwin, 1854 (représentant unique de l'ancien ordre des Cirripèdes Apodes). *Crustaceana*, **37** (2) : 153-164.
- BOCQUET-VÉDRINE, J., et C. BOCQUET, 1972 a. — Réalisation de la forme définitive chez *Crinoniscus equitans* Pérez au cours de l'étape femelle du cycle de cet Isopode Cryptoniscien. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **27** : 2009-2011.
- BOCQUET-VÉDRINE, J., et C. BOCQUET, 1972 b. — La ceinture d'attache de la femelle juvénile de *Crinoniscus equitans* Pérez (Isopode Cryptoniscien) et son importance adaptative. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **275** : 2235-2238.
- BOCQUET-VÉDRINE, J., et C. BOCQUET, 1972 c. — Sur la validité des genres *Leponiscus* Gruvel, 1901 et *Crinoniscus* Pérez, 1900 (Isopodes Épicarides Cryptonisciens). *Archs Zool. exp. gén.*, **113** : 395-400.
- BONNIER, J., 1900. — Contribution à l'étude des Épicarides, les Bopyridae. *Trav. Stn. Zool. Wimereux*, **8** : 178-197.
- CALMAN, W. T., 1909. — A treatise on Zoology. VII. (3), Crustacea. XII. The Isopoda. London : 196-223.
- CAULLERY, M., 1908. — Recherches sur les Liriopsidae. *Mitt. zool. Stn. Neapel*, **18** (4) (1907) : 583-643.
- DARWIN, C., 1854. — A monograph of the Cirripedia. Ray Society, London.
- GOUDEAU, M., 1969. — Présence d'une glande maxillaire excrétrice, chez l'Isopode Épicaride *Hemioniscus balani* Buchholz. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **268** : 2430-2432.
- 1970. — Nouvelle description d'*Hemioniscus balani* Buchholz, Isopode Épicaride, au stade de mâle cryptoniscien. *Archs Zool. exp. gén.*, **111** : 411-448.
- GRUVEL, M., 1902. — Expéditions scientifiques du « Travailleur » et du « Talisman ». Cirripedes. Masson et C<sup>ie</sup> ed. : 1-178.
- GRYGIER, M. J., 1981. — *Scalpelloniscus*, a new genus for two species of cryptoniscid isopods (epicaridea) parasitic on abyssal stalked barnacles. *Proc. biol. Soc. Wash.*, **94** : 1258-1270.
- HANSEN, J. J., 1895. — Isopoden, Cumaceen und Stomatopoden der Plancton-Expedition. Erg. Plancton-Exp. Bd 2 G. c.
- NIELSEN, S. O., et J. O. STROMBERG, 1973. — Morphological characters of taxonomical importance in Cryptoniscina (Isopoda Epicaridea). A scanning electron microscopic study of *Cryptoniscus* larvae. *Sarsia*, **52** : 75-96.

- PÉREZ, C., 1900 a. — Sur un Épicaride nouveau *Crinoniscus equitans*. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, séance du 19 février 1900, 130.
- 1900 b. — Sur un Épicaride nouveau, *Crinoniscus equitans*. *Bull. Scient. Fr. Belg.*, 33 : 483-492.
- SARS, G. O., 1899. — An account of the Crustacea Norway 2, Isopoda. Bergen : 270 p.
- SCHULTZ, G. A., 1977. — Biology of the antarctic seas. V. *Res. Ser.*, 23 : 69-128.

---

PLANCHE I

*Crinoniscus equitans* : 1, vue d'ensemble de la région antérieure, jusqu'au deuxième segment thoracique libre ( $\times 300$ ) ; 2, plaques basilaires des antennules ( $\times 900$ ) ; 3, cône buccal et orifices céphaliques ( $\times 900$ ) ; 4, détails de la région apicale du cône buccal (ornementation du cône et présence d'une paire de dents sur la lèvre inférieure) ( $\times 9\,000$ ) ; 5, plaques coxales ( $\times 500$ ) ; 6, premier pléopode ( $\times 800$ ).



PLANCHE I





# Crevettes pénéides d'eau profonde récoltées dans l'océan Indien lors des campagnes BENTHEDI, SAFARI I et II, MD 32/RÉUNION

par Alain CROSNIER

**Résumé.** — Des pêches à grandes profondeurs faites dans l'océan Indien lors de quatre campagnes océanographiques ont permis la capture de 31 espèces de crevettes pénéides. Aucune d'entre elles ne semble nouvelle, mais plusieurs n'étaient connues que de zones géographiques situées loin de l'océan Indien et souvent par un très petit nombre de spécimens n'appartenant parfois qu'à un seul sexe. Des descriptions complémentaires, accompagnées d'illustrations, sont données. Par ailleurs l'examen de divers types a permis d'établir quelques synonymies.

**Abstract.** — Four deep-sea fishing expeditions conducted in the Indian ocean allowed to catch 31 species of penaeid shrimps. None of them is new but several of them were known only in geographic areas remote from the Indian ocean and they were often represented by a very small number of specimens which sometimes belonged only to one sex. Therefore, additional descriptions are given and they are based on a rather abundant illustration. Moreover, a few synonymies could be established by reexamination of various types.

A. CROSNIER, Océanographe biologiste de l'ORSTOM, *Laboratoire de Zoologie (Arthropodes) du Muséum national d'Histoire naturelle et Laboratoire de Carcinologie et d'Océanographie biologique (ÉPHÉ)*, 61, rue Buffon, 75005 Paris.

---

Du 17 mars au 14 avril 1977, le « Suroît », navire océanographique du CNEXO (Centre National pour l'Exploitation des Océans) a effectué une campagne, nommée BENTHEDI, dans le nord du canal de Mozambique, aux îles Glorieuses, sur les bancs du Geyser et de la Zélée et à l'île Mayotte. Durant cette campagne, cinq traits de chalut à perche à grandes profondeurs (1 800, 2 300-2 500, 3 450, 3 700, 3 716 m) ont été effectués.

Du 20 août au 26 septembre 1979, le « Marion Dufresne », navire océanographique des TAAF (Terres Australes et Antarctiques Françaises) a sillonné le plateau et le bassin du Mozambique puis ceux de Madagascar (campagne SAFARI I), traînant à cette occasion, à 19 reprises, un chalut à perche à des profondeurs comprises entre 2 608 et 5 610 m.

Du 24 juillet au 1<sup>er</sup> septembre 1981, ce même navire a effectué une campagne nommée SAFARI II qui, commencée au voisinage du Sri Lanka, a ensuite exploré la partie profonde du cône du Gange, puis le centre du bassin Indien Central. Trente et un traits de chalut à perche à des profondeurs comprises entre 1 035 et 5 350 m ont alors été effectués.

Enfin, du 11 avril au 10 septembre 1982, le « Marion Dufresne » a travaillé tout autour de La Réunion, depuis le littoral jusqu'aux fonds de 3 500-4 000 m. Trente traits

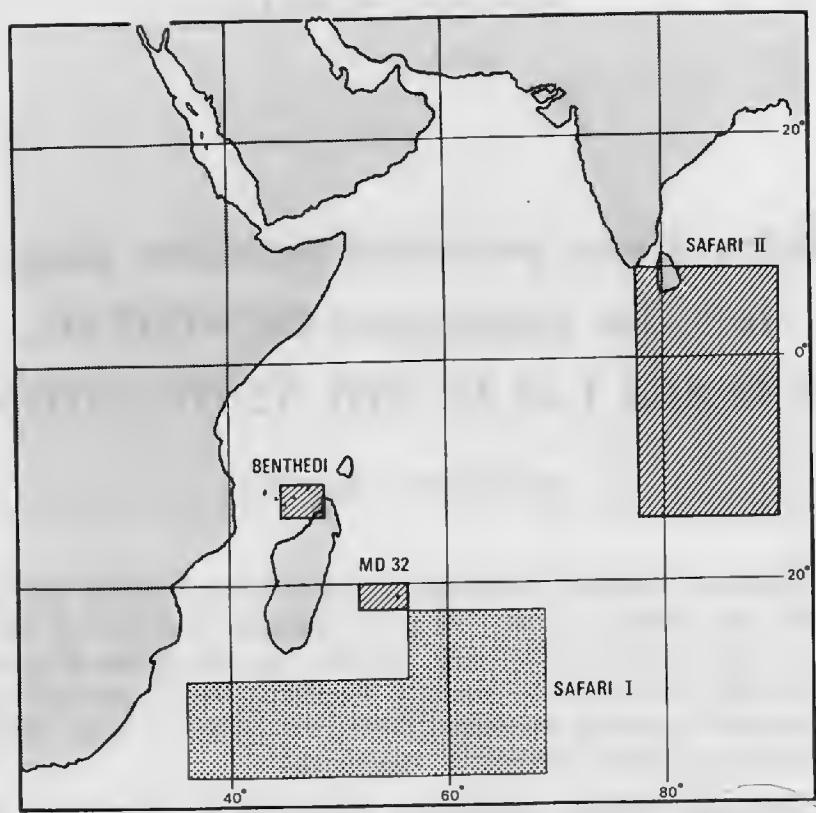


FIG. 1. — Zones géographiques couvertes par les campagnes BENTHEDI, SAFARI I et II, MD 32/Réunion.

de chalut à perche à des profondeurs comprises entre 200 et 4 200 m ont été effectués. Quelques poses de casiers vers 600-800 m et quelques traits de drague Sanders ont également permis la capture de crustacés.

C'est l'ensemble des crevettes pénéides récoltées lors de ces diverses campagnes, 130 spécimens appartenant à 31 espèces, qui ont été étudiées dans cette note. Nous y avons ajouté un spécimen récolté à Madagascar et appartenant à une espèce, *Funchalia taanangi* Burkenroad, 1940, non représentée dans les récoltes ci-dessus et non retrouvée depuis sa description (voir Addenda p. 877).

Sur les 32 espèces ainsi étudiées, 12 appartiennent à la famille des Benthesicymidae, 9 à celle des Aristeidae, 5 à celle des Solenoceridae, 5 à celle des Peneidae et 1 à celle des Sicyoniidae.

Il est tout d'abord assez remarquable de constater que cette collection provenant, pour l'essentiel, de très grandes profondeurs, ne comporte vraisemblablement aucune espèce nouvelle. Ceci tendrait à montrer que les Pénéides des grandes profondeurs, finalement peu diversifiées, sont dès à présent assez bien connues.

La présence dans l'océan Indien d'espèces qui n'y avaient jamais été signalées et dont certaines n'étaient connues que de régions qui en sont très éloignées (*Benthesicymus urinator* connu du détroit de Torrès et des Hawaii, *B. laciniatus* connu des Hawaii et de l'Atlantique, *Bentheogenenema stephensonii* connu du nord de la Nouvelle-Zélande, *Haliporus thetis* jusqu'alors trouvé uniquement dans l'Est-Pacifique, *Funchalia villosa* connu de l'Atlantique et du Pacifique Sud) montre une fois de plus le caractère cosmopolite de nombreuses espèces des grandes profondeurs.

Quelques synonymies ont été établies : *Benthesicymus expansus* Kensley, 1977, est con-

sidéré comme synonyme de *B. carinatus* Smith, 1884 ; *Benthesicymus hjorti* Sund, 1920, de *B. laciniatus* Rathbun, 1906 ; *Metapenaeopsis kuboi* Ivanov et Hassan, 1976, de *M. scotti* Champion, 1973. Par contre, l'examen du type de *Benthesicymus crenatus* Bate, 1881, a montré que cette espèce est bien distincte de *B. laciniatus* Rathbun, 1906.

Des sexes encore inconnus de certaines espèces ont pu être décrits : c'est le cas du mâle de *Benthesicymus tirmiziae* et de celui d'*Hymenopenaeus sewelli*.

Enfin beaucoup d'espèces des grandes profondeurs ont été peu ou mal dessinées, soit à cause de la fragilité de leur carapace qui fait que les spécimens arrivent rarement en bon état en surface (c'est le cas, en particulier, de la plupart des Benthesicymidae), soit à cause de la rareté de leur capture qui laisse peu de choix quant au spécimen à dessiner. Les récoltes étudiées ici ont permis de combler certaines de ces lacunes et de donner, pour beaucoup d'espèces, une meilleure illustration que celle existant et, surtout, de compléter cette illustration. C'est ce souci qui explique les assez nombreuses figures que nous publions.

Tous les spécimens étudiés ici sont déposés et enregistrés au Muséum national d'Histoire naturelle, à Paris. Dans le texte les dimensions, sauf indications contraires, correspondent à la longueur de la carapace mesurée du fond de l'orbite à la partie dorsale du bord postérieur de la carapace.

Afin de ne pas alourdir cette note, les références bibliographiques ont, en règle générale, été limitées à une ou deux fournissant, dans toute la mesure du possible, une bibliographie et une bonne illustration.

#### LISTE DES STATIONS

Les significations des sigles sont les suivantes : CP ou CH = chalut à perche, DS = drague Sanders, CA = casier, F = faubert.

#### BENTHEDI

Station 13 CH. — 20.03.1977, 12°12,7' S-46°40,8' E, 2 500-2 300 m : *Benthesicymus laciniatus*, *B. altus*, *B. tirmiziae*, *Plesiopenaeus armatus*, *Haliporus thetis*.

Station 82 CH. — 01.04.1977, 11°59,8' S-45°42,6' E, 3 450 m : *Benthesicymus altus*, *Hemipenaeus carpenteri*.

Station 87 CH. — 03.04.1977, 11°44' S-47°35' E, 3 716 m : *Benthesicymus seymouri*.

Station 90 CH. — 04.04.1977, 11°44' S-47°30' E, 3 700 m : *Benthesicymus urinator*, *Hemipenaeus carpenteri*, *Plesiopenaeus armatus*.

Station 103 F. — 08.04.1977, 11°25' S-47°22,6' E, 670-150 m : *Sicyonia fallax*.

#### SAFARI I

Station 1, CP 01. — 21.08.1979, 29°52,6' S-34°32,7' E, 2 608 m : *Plesiopenaeus armatus*, *Funchalia villosa*.

Station 6, CP 02. — 24.08.1979, 30°25,3' S-39°49,8' E, 4 905 m : *Hepomadus tener*.

Station 6, CP 03. — 25.08.1979, 30°31,2' S-39°59,3' E, 4 912 m : *Gennadas capensis*.

Station 15, CP 08. — 01.09.1979, 31°52,0' S-48°28,8' E, 3 825 m : *Plesiopenaeus armatus*.

Station 16, CP 09. — 03.09.1979, 30°49,4' S-49°08,2' E, 4 730-4 589 m : *Hemipenaeus spinidorsalis*.

Station 18, CP 10. — 04.09.1979, 29°50,9' S-48°35,5' E, 3 668-3 800 m : *Plesiopenaeus armatus*.

Station 26, CP 17. — 20.09.1979, 24°25,5' S-58°18,9' E, 4 987-5 025 m : *Benthesicymus irides-*  
*cens*.

## SAFARI II

Station 2, CP 02. — 25.07.1981, 5°42' N-78°56' E, 3 625 m : *Plesiopenaeus armatus*, *Haliporus thetis*.

Station 2, CP 03. — 25.07.1981, 5°48' N-78°43' E, 3 450 m : *Plesiopenaeus armatus*.

Station 4, CP 06. — 28.07.1981, 8°11' N-79°03' E, 1 035 m : *Pseudaristeus crassipes*.

Station 4, CP 07. — 28.07.1981, 8°29' N-79°19' E, 1 095 m : *Plesiopenaeus edwardsianus*.

Station 8, CP 10. — 02.08.1981, 1°43' N-87°08' E, 4 350 m : *Bentheogennema stephensonii*, *Hemipenaeus carpenteri*.

Station 8, CP 11. — 02.08.1981, 1°41' N-87°06' E, 4 360 m : *Bentheogennema intermedia*, *B. pasithea*, *Hemipenaeus carpenteri*, *Hymenopenaeus sewelli*.

Station 24, CP 17. — 12.08.1981, 10°00,1' S-86°54,8' E, 4 907 m : *Plesiopenaeus armatus*.

Station 27, CP 18. — 16.08.1981, 6°02,4' S-79°32,4' E, 5 175 m : *Plesiopenaeus armatus*.

Station 31, CP 24. — 22.08.1981, 12°04,9' S-79°08,8' E, 5 325 m : *Hepomadus tener*.

Station 35, CP 28. — 25.08.1981, 12°52,9' S-79°32,1' E, 4 950 m : *Benthesicymus iridescens*.

Station 35, CP 29. — 26.08.1981, 12°56,8' S-79°36,6' E, 4 950 m : *Benthesicymus iridescens*.

Station 36, CP 31. — 27.08.1981, 13°45' S-76°56' E, 5 300 m : *Hepomadus tener*.

## MD 32/RÉUNION

Station CP 8. — 12.08.1982, 21°11,8' S-55°51,4' E, 720-770 m : *Benthesicymus investigatoris*, *Hymenopenaeus propinquus*.

Station CP 15. — 13.08.1982, 21°14,7' S-56°07,5' E, 1 880-1 980 m : *Benthesicymus laciniatus*.

Station CP 21. — 15.08.1982, 21°28,1' S-56°32,4' E, 4 030 m : *Hemipenaeus carpenteri*, *Plesiopenaeus armatus*.

Station CP 32. — 16.08.1982, 21°22,2' S-55°47,2' E, 580-820 m : *Benthesicymus investigatoris*.

Station CP 57. — 22.08.1982, 21°04,5' S-55°11,0' E, 210-227 m : *Metapenaeopsis scotti*.

Station CP 60. — 22.08.1982, 21°03,3' S-55°09,5' E, 460-490 m : *Penaeopsis eduardoi*.

Station CP 82. — 26.08.1982, 21°24,6' S-55°00,4' E, 2 550-2 700 m : *Hepomadus tener*.

Station CP 100. — 29.08.1982, 20°27,0' S-54°47,5' E, 4 180-4 220 m : *Benthesicymus urinator*.

Station CP 105. — 30.08.1982, 20°47,4' S-55°04,4' E, 1 740-1 850 m : *Benthesicymus carinatus*.

Station CP 122. — 01.09.1982, 20°57,9' S-55°14,5' E, 450-580 m : *Aristaeomorpha foliacea*, *Aristeus antennatus*, *Haliporoides sibogae madagascariensis*.

Station CP 123. — 01.09.1982, 20°57,6' S-55°14,2' E, 340-525 m : *Aristaeomorpha foliacea*, *Aristeus antennatus*.

Station DS 131. — 02.09.1982, 20°51,2' S-55°36,6' E, 345-375 m : *Metapenaeopsis scotti*.

Station CP 140. — 03.09.1982, 20°41,2' S-55°38,2' E, 1 612-1 690 m : *Benthesicymus investigatoris*.

Station CA 141. — 03.09.1982, 20°52,0' S-55°39,7' E, 720-760 m : *Benthesicymus investigatoris*.

Station CP 144. — 04.09.1982, 20°50,3' S-55°35,4' E, 605-620 m : *Aristaeomorpha foliacea*, *Aristeus virilis*, *A. antennatus*, *Haliporoides sibogae madagascariensis*.

Station CP 146. — 04.09.1982, 20°32,7' S-55°40,9' E, 2 830-2 850 m : *Benthesicymus laciniatus*, *B. altus*.

Station DS 149. — 05.09.1982, 20°26,0' S-55°40,4' E, 3 500-3 510 m : *Benthesicymus urinator*.

Station CP 150. — 05.09.1982, 20°27,4' S-55°41,3' E, 3 450-3 520 m : *Gennadas capensis*, *Haliporus thetis*.

Station DS 151. — 05.09.1982, 20°51,0' S-56°03,3' E, 3 300-3 240 m : *Benthesicymus urinator*.

Station DS 178. — 08.09.1982, 21°03,6' S-55°09,8' E, 412-460 m : *Solenocera comata*.

Station CP 179. — 08.09.1982, 21°03,4' S-55°09,7' E, 450-480 m : *Parapenaeus murrayi*.

Station DS 180. — 08.09.1982, 21°08,4' S-55°12,6' E, 650-675 m : *Hymenopenaeus propinquus*.

Station CP 181. — 09.09.1982, 2°57,5' S-55°14,2' E, 300-410 m ; *Haliporoides sibogae madagascariensis*, *Parapenaeus murrayi*.

## ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

### BENTHESICYMIDAE

#### *Benthesicymus urinator* Burkenroad, 1936

(Fig. 2 a-f, 6 a)

*Benthesicymus urinator* Burkenroad, 1936 : 29, fig. 4, 5, 8, 9, 17, 18, 22, 32, 33, 39, 40, 45.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — *BENTHEDI* : st. 90 CH, 3 700 m : 1 ♀ 22 mm env. (MP-Na 6379). — *MD 32/RÉUNION* : CP 100, 4 180-4 122 m : 1 ♂ 17 mm env., 2 ♀ très abîmées (MP-Na 6388) ; DS 149, 3 500-3 510 m : 1 ♀ 14 mm env. (MP-Na 6452) ; DS 151, 3 300-3 240 m : 1 ♀ très abîmée (MP-Na 6389). — *CHALLENGER EXP.* : st. 184, Australie, près du détroit de Torrès, 12°8' S-145°10' E, 1 400 fms, 29.8.1874 : 1 ♂ 22 mm, holotype, 1 ♂ 16 mm, 2 ♀ 13,5 et 19,5 mm, paratypes (British Mus. 88.22).

Cette espèce qui, de même qu'*iridescens* et *seymouri*, possède une épine hépatique, se caractérise en particulier, dans le groupe *brasiliensis* auquel elle appartient, par la présence d'une dent à l'extrémité postérieure du bord dorsal des quatrième, cinquième et sixième segments abdominaux, la dent du quatrième segment étant nettement la plus grande.

BURKENROAD (1936) cite comme autre caractère distinctif les positions relatives des trois dernières paires d'épines du telson, l'intervalle séparant la dernière de l'avant-dernière étant compris moins de 1,5 fois dans l'intervalle séparant l'avant-dernière de la précédente. Chez le spécimen que nous avons figuré, le rapport de ces intervalles est égal à 2 du côté gauche et à 1,7 du côté droit (fig. 2 c), tandis que chez un autre spécimen il est nettement inférieur à 1,5 (chez tous nos autres spécimens le telson est cassé). Il semble donc que ce caractère soit assez variable.

Le thélycum de la petite femelle paratype est identique à celui que nous représentions (fig. 6 a) ; celui de la plus grande a la pointe qui se trouve entre les cinquièmes péréiopodes obsolète, tandis que le gros tubercule allongé et pointu qui se trouve entre les quatrièmes, tout en demeurant aussi développé, a son extrémité élargie et relativement arrondie.

Le plus grand spécimen actuellement récolté a une carapace dont la longueur n'excède pas 25 mm. L'espèce n'était connue, semble-t-il, que du détroit de Torrès et des Hawaii entre 1 830 et 2 560 m de profondeur. Nous la signalons à La Réunion et au sud-est des îles Glorieuses entre 3 240 et 4 180 m.

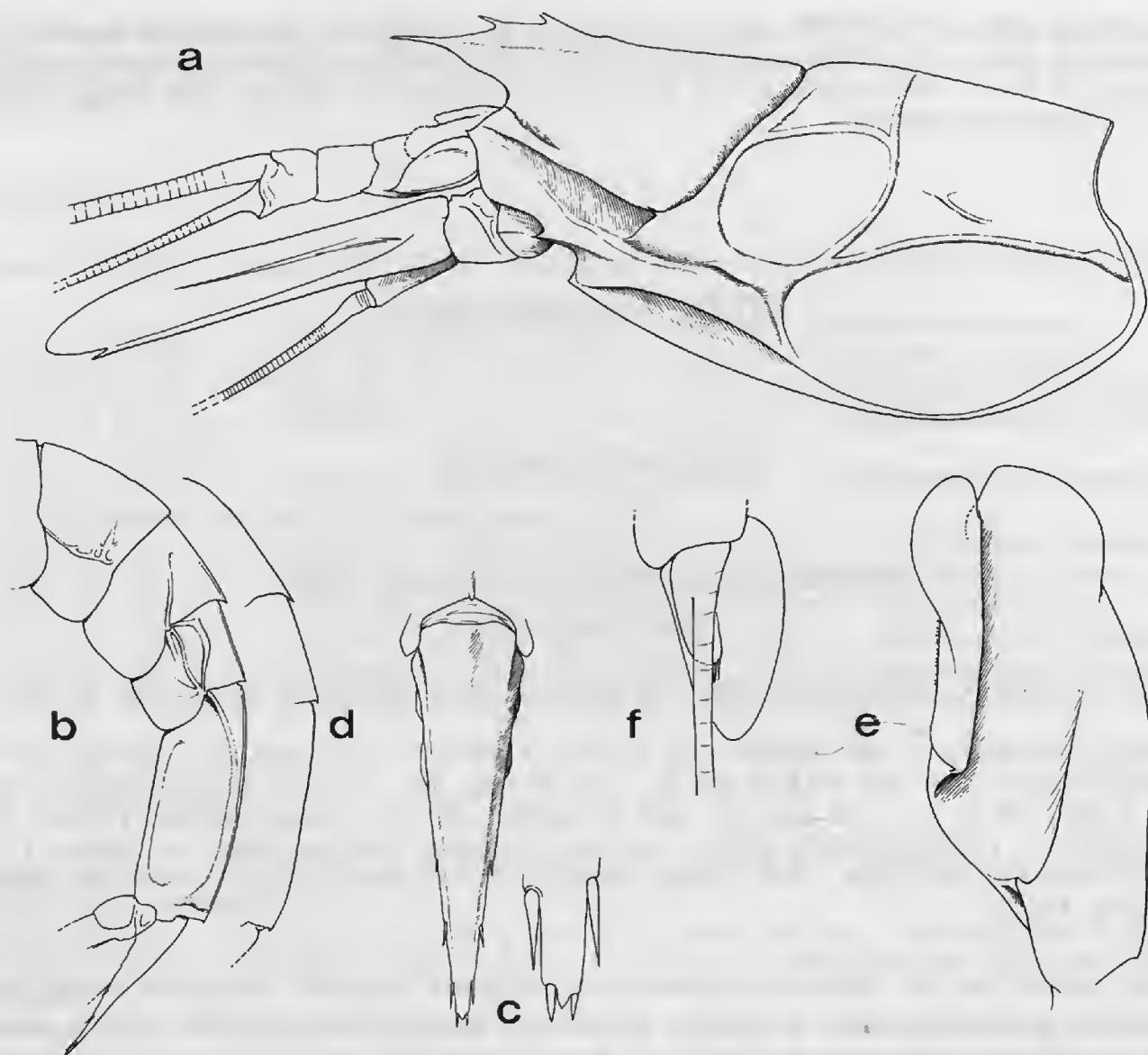


FIG. 2. — *Benthesicymus urinator* Burkenroad, 1936 : a-c, ♀ 14 mm env., MD 32/Réunion, DS 149, 3 500-3 510 m (MP-Na 6452) : a, partie antérieure du corps, vue latérale ; b, segments abdominaux 3-6 et telson, vue latérale ; c, telson, vue dorsale. — d, ♀ 22 mm env., BENTHEDI, st. 90 CH, 3 700 m (MP-Na 6379), bord dorsal des segments abdominaux 4-6, vue latérale. — e-f, ♂ 17 mm env., MD 32/Réunion, CP 100, 4 180-4 122 m (MP-Na 6388) : e, pétasma, moitié droite, face antérieure ; f, appendix masculina droit, vue postérieure.

***Benthesicymus iridescens* Bate, 1881**

(Fig. 3 a-c, 4 a-c)

*Benthesicymus iridescens* ; BURKENROAD, 1936 : 30, fig. 7, 13, 20, 25, 29, 30, 36, 37, 43, 44, 48. — ROBERTS et PEQUEGNAT, 1970 : 42.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — SAFARI I : st. 26 CP 17, 4 987-5 025 m : 1 ♂ 47 mm env. (MP-Na 6642). — SAFARI II : st. 35 CP 28, 4 950 m : 1 ♀ 25 mm env. (MP-Na 6433) ; st. 35 CP 29, 4 950-4 928 m : 1 ♂ 40 mm env. (MP-Na 6447). — CHALLENGER EXP. : st. 133, 35°41' S-20°55' W, près de Tristan da Cunha, 1900 fms, 11.10.1873 : 1 ♂ 45 mm env., holotype (British Mus. 88.22) ; st. 173, 19°9'35" S-179°41'50" E, au large de Matuku, îles Fidji, 315 fms, 24.7.1874 : 1 ♂ 45 mm env., paratype (British Mus. 88.22).

Nos trois spécimens, récoltés lors des campagnes SAFARI, sont en très mauvais état : tous ont les pattes et le telson cassés.

Chez nos mâles, l'extrémité postérieure du bord dorsal de tous les segments abdominaux est dépourvue de dents. Le rostre est peu effilé à son extrémité (fig. 3 a, c). L'œil a une cornée à peine plus large que le pédoncule ; ce dernier est assez allongé et porte, sur son bord interne, un tubercule implanté aux deux tiers de sa longueur. Le pétasma et l'appendix masculina (fig. 4 a-c) sont tout à fait semblables à ceux du type tels qu'ils ont été représentés par BURKENROAD (1936, fig. 37, 44). Tous ces caractères plaident en faveur d'une identification à l'espèce de BATE, identification sur laquelle nous ne conservons pas de doute après l'examen, au British Museum, de l'holotype et d'un paratype de l'espèce.

Notre femelle porte un minuscule denticule à l'extrémité postérieure du bord dorsal du sixième segment abdominal. Ceci serait en faveur d'une identification à *cereus* Burkenroad, 1936. Mais comme, à part ce caractère, rien ne distingue, au sexe près, nos trois spécimens, il nous semble raisonnable de les identifier tous trois à *iridescens*.

On peut rappeler ici que ROBERTS et PEQUEGNAT (1970) ont fait remarquer qu'*iridescens* et *cereus* sont si proches que l'on peut se demander s'il s'agit bien d'espèces distinctes. Par ailleurs BURKENROAD (1936 : 44), lorsqu'il a décrit *cereus*, avait pensé que *longipes* Bouvier, 1906, dont il n'avait pas examiné de spécimen, était synonyme d'*iridescens* ; d'après une note manuscrite se trouvant dans le bocal contenant les spécimens de *cereus* récoltés par le « Challenger » en Nouvelle-Zélande (st. 168, 2 ♀ 16,2 et 25,1 mm, BM 88.22), cet auteur, en 1938, est revenu sur cette opinion et a considéré que *cereus* était synonyme de *longipes*.

Nous avons pu examiner les deux spécimens de *longipes* utilisés par BOUVIER pour décrire son espèce (Campagnes Prince de Monaco, st. 1150, 16°12' N-24°43'45" W, 3 890 m, 1 ♂ 31 mm env. qu'il convient de considérer comme l'holotype ; 1 ♀ 30 mm env. qui est l'allotype, Mus. Monaco n° 380481) ainsi qu'une femelle (st. 2994, 44°08' N-10°44' W, 5 000 m, 1 ♀ 42 mm env., Mus. Monaco n° 381001) ; ces trois spécimens sont malheureusement en très mauvais état. Nous avons également vu, comme nous l'avons déjà indiqué, les deux femelles de *cereus* récoltées par le « Challenger » en Nouvelle-Zélande et identifiées par BURKENROAD ; elles sont en bon état, à l'exception des rostres dont les extrémités manquent.

L'examen de ce matériel permet les observations suivantes :

— le rostre de *longipes* semble un peu moins aigu que celui d'*iridescens*. Il est très proche de celui de l'holotype de *cereus* (qui provient de l'Atlantique occidental) tel qu'il est représenté par BURKENROAD (1936, fig. 11), mais moins aigu que celui des *cereus* provenant de Nouvelle-Zélande ;

— la présence ou l'absence d'une dent à l'extrémité de la carène dorsale du sixième segment abdominal nous paraît être un caractère distinctif de valeur discutable : le mâle holotype de *longipes* possède un petit denticule distal tandis que la femelle allotype en est dépourvue (l'autre femelle a l'extrémité de la carène dorsale du sixième segment abdominal érodée et aucune observation valable ne peut être faite) ; chez les *cereus* de Nouvelle-Zélande, il y a un denticule (mais il convient aussi de noter que le plus grand se singularise par la présence d'un denticule sur le cinquième segment également) ; chez *iridescens*, rappelons que le sixième segment est dépourvu de denticule mais que la femelle que nous avons rattachée à cette espèce en possède un ;

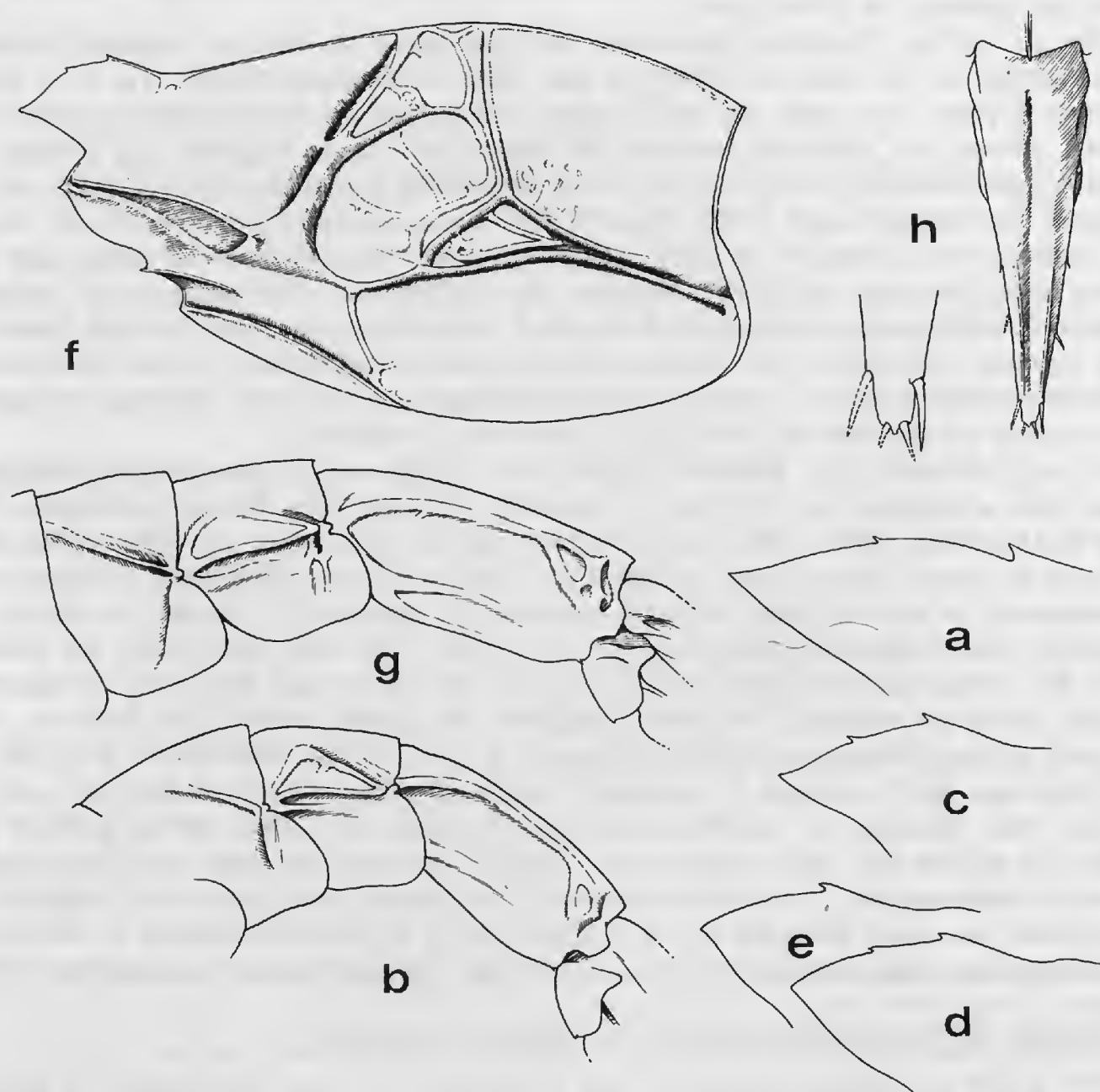


FIG. 3 a-c. — *Benthesicymus iridescens* Bate, 1881 : a-b, ♂ 40 mm env., SAFARI II, st. 35 CP 29, 4 950-4 928 m (MP-Na 6447) : a, rostre ; b, segments abdominaux 4-6, vue latérale. — c, ♂ 25 mm env., SAFARI II, st. 35 CP 28, 4 950 m (MP-Na 6433), rostre.

FIG. 3 d-e. — *Benthesicymus longipes* Bouvier, 1906 : d, ♂ 31 mm, holotype, Campagnes Prince de Monaco, st. 1150, 3 890 m (MM 380 481), rostre ; e, ♀ 30 mm env., *ibid.*, rostre.

FIG. 3 f-h. — *Benthesicymus seymouri* Tirmizi, 1960 : f, ♂ 59 mm, holotype, John Murray Exp., st. 118, 1 789 m (BM 1958.6.3.1933), carapace, vue latérale. — g-h, ♂ 40 mm env., BENTHEDI, st. 87 CH, 3 716 m (MP-Na 6451) : g, segments abdominaux 4-6, vue latérale ; h, telson, vue dorsale.

— en ce qui concerne le telson, la valeur du rapport des distances séparant les lobes latéraux proximal et distal d'une part, et le lobe latéral distal de l'épine proximale d'autre part, telles que BURKENROAD (1936, fig. 24) les a définies, s'établit comme suit : chez *longipes* : 0,85 (mâle holotype), 0,93 (femelle allotype), 0,80 (autre femelle) ; chez *cereus* : 0,80 (petite femelle de Nouvelle-Zélande), 1,10 (grande femelle de Nouvelle-Zélande) ; chez *iridescens* : 0,66 (mâle Na 6642), 0,69 (mâle Na 6647) ;

— le mâle holotype de *longipes* a un pétasma dont le lobule dorsolatéral a un bord distal qui présente un angle externe marqué (fig. 4 d), tandis que, chez *iridescens*, ce bord est plus régulièrement recourbé sans angle marqué (fig. 4 a). Le pétasma de *cereus* n'est pas connu avec certitude ; celui de cette espèce représenté par BURKENROAD (1936, fig. 35) rappelle celui d'*iridescens*, mais il provient d'un mâle juvénile dont l'identification est douteuse ;

— l'appendix masculina du mâle holotype de *longipes* a une lame postérieure nettement plus courte (fig. 4 e) que celle observée chez *iridescens* (fig. 4 b-c) ; elle rappelle celle figurée par BURKENROAD (1936, fig. 42) pour *cereus*, mais il s'agit toujours là du mâle juvénile dont l'identification est douteuse.

Il est difficile de tirer des conclusions certaines de ces observations fragmentaires. Il nous semble toutefois que l'on peut admettre : 1) que *cereus*, dont l'holotype provient de l'océan Atlantique occidental, est à mettre en synonymie avec *longipes* ; 2) qu'il n'est pas certain que les spécimens en provenance de la Nouvelle-Zélande, identifiés à *cereus* par BURKENROAD, appartiennent à *longipes* ; 3) qu'*iridescens* est bien distinct de *longipes*.

Sur ces bases, *iridescens* serait connu de l'Atlantique (Tristan da Cunha, golfe du Mexique), de l'Ouest-Pacifique (Fidji, Solomon) et de l'océan Indien.

**Benthesicymus seymouri Tirmizi, 1960**

(Fig. 3 f-h, 4 f-g)

*Benthesicymus seymouri* Tirmizi, 1960 : 328, fig. 14-23.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — *BENTHEDI* : st. 87 CH, 3 716 m : 1 ♂ 40 mm env. (MP-Na 6451). — *JOHN MURRAY EXP.* : st. 118, 4°05'54" S-41°10'12" E, 1 789 m, 17.1.1934 : 1 ♂ 59 mm env., holotype (British Mus. 1958.6.3.1933).

Le spécimen de *BENTHEDI* dont la carapace, très abîmée, ne peut être mesurée de manière précise est d'assez grande taille (son abdomen, mesuré jusqu'à la pointe du telson, atteint 93 mm).

Nous l'avons comparé à l'holotype, un mâle déposé au British Museum, et son appartenance à l'espèce de *TIRMIZI* ne nous paraît pas faire de doute. On notera toutefois que :

— *TIRMIZI* a mentionné la présence de quatre paires d'épines sur le telson du type, deux d'entre elles étant disposées côté à côté à la pointe du telson ; cette dernière maintenant cassée ayant disparu, il n'est pas possible de vérifier l'exactitude du dessin de *TIRMIZI* (1960, fig. 23). On remarquera toutefois que le telson du type paraît avoir été accidenté. Celui de notre spécimen porte également quatre paires d'épines mais disposées bien diffé-

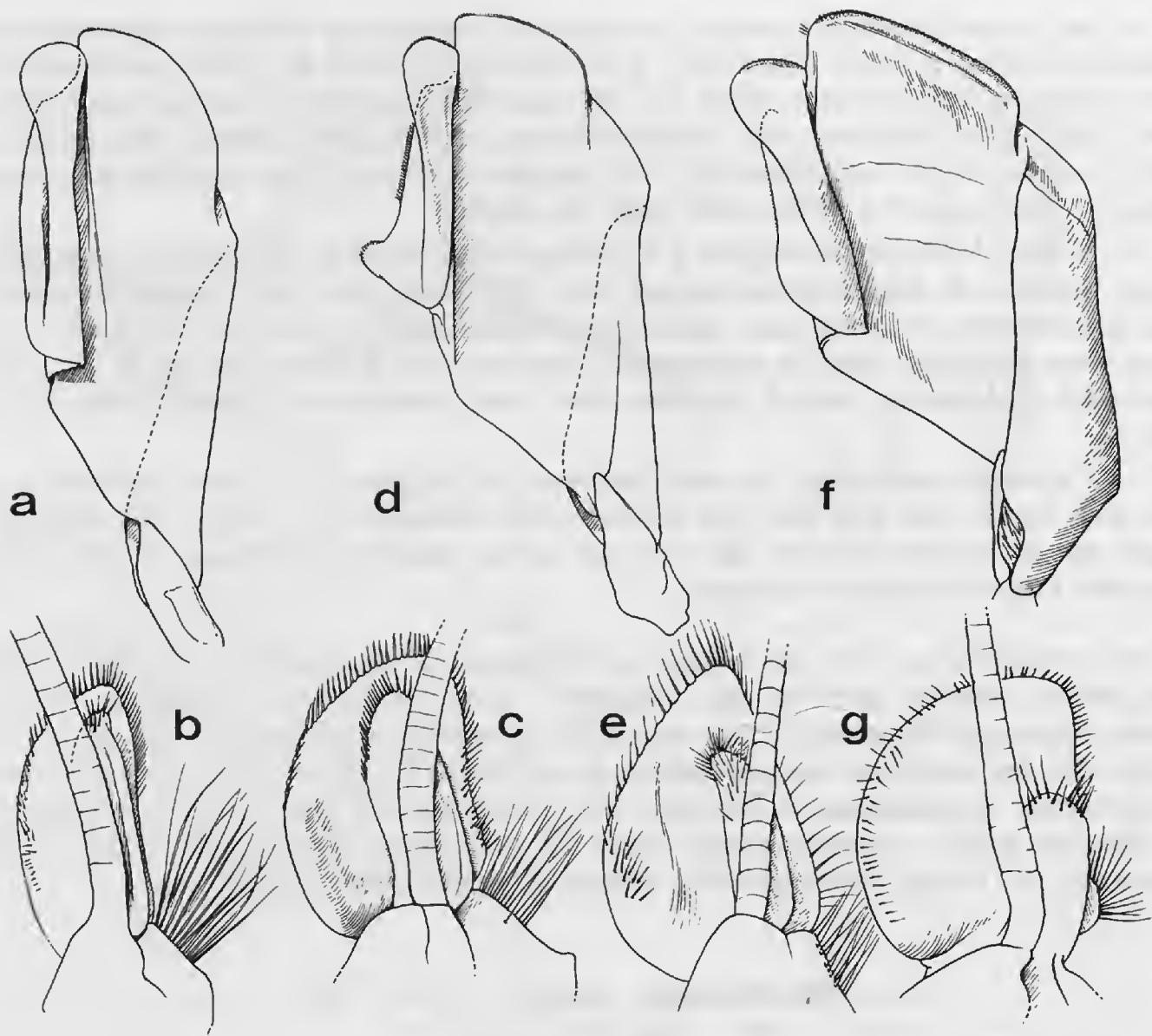


FIG. 4 a-c. — *Benthesicymus iridescens* Bate, 1881 : a-b, ♂ 40 mm env., SAFARI II, st. 35 CP 29, 4 950-4 928 m (MP-Na 6447), a, pétasma, moitié droite, face antérieure ; b, appendix masculina droit, vue postérieure. — c, ♂ 47 mm env., SAFARI I, st. 26 CP 17, 4 987-5 025 m (MP-Na 6642), appendix masculina droit, vue postérieure.

FIG. 4 d-e. — *Benthesicymus longipes* Bouvier, 1906, ♂ 31 mm env., holotype, Campagnes Prince de Monaco, st. 1150, 3 890 m (MM 380 481) : d, pétasma, moitié droite, face antérieure ; e, appendix masculina droit, vue postérieure.

FIG. 4 f-g. — *Benthesicymus seymouri* Tirmizi, 1960, ♂ 40 mm env., BENTHEDI, st. 87 CH, 3 716 m (MP-Na 6451) : f, pétasma, moitié droite, face antérieure ; g, appendix masculina droit, vue postérieure.

remment puisqu'il n'y en a qu'une seule à l'extrémité et, par contre, trois latérales (fig. 3 h) ;

— l'extrémité du bord dorsal du cinquième segment abdominal de notre spécimen se termine par une très petite dent (fig. 3 g), contrairement à ce que TIRMIZI a décrit pour le type. Cette différence n'est peut-être qu'apparente car, en fait, l'extrémité du bord dorsal du cinquième segment abdominal semble érodée chez le type et il est vraisemblable qu'une dent s'y trouvait à l'origine comme chez notre spécimen.

On notera aussi que la disposition des carènes de la carapace (fig. 3 f) n'a pas été figurée de manière bien exacte par TIRMIZI (1960, fig. 14).

**Benthesicymus carinatus Smith, 1884**

(Fig. 5 a-e, 6 b)

*Benthesicymus ? carinatus* Smith, 1884 : 396 (52), pl. 10, fig. 6, 7. — SUND, 1920 : 30, fig. 49.

*Gennadas carinatus* ; ALCOCK, 1901 : 46. — KEMP, 1910 : 179, pl. 14, fig. 4-9.

*Gennadas carinatus ?* ; MACGILCHRIST, 1905 : 236.

*Benthesicymus carinatus* ; BURKENROAD, 1936 : 46.

*Benthesicymus expansus* Kensley, 1977 : 22, fig. 4, 5.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — MD 32/RÉUNION : CP 105, 1 740-1 850 m : 1 ♀ 59,5 mm (MP-Na 6448). — Afrique du Sud : 28°37' S-32°38' E, 1 200-1 000 m, chalut à perche, 25.5.1976, coll. R. V. « Meiring Naude » : 1 ♂ 39,0 mm (South Af. Mus. A 15140), holotype de *Benthesicymus expansus* Kensley, 1977.

Jusqu'à présent, seuls six spécimens de cette espèce, décrite d'après une jeune femelle provenant de l'Atlantique occidental, avaient été récoltés à notre connaissance : trois dans l'océan Atlantique et trois dans l'océan Indien. Il serait intéressant de pouvoir comparer des spécimens provenant de ces deux océans et vérifier qu'ils appartiennent bien à la même forme. Toutefois, ceci ne semble guère faire de doute étant donné les caractères très particuliers de l'espèce : rostre élevé et sans dent, mérus des deuxièmes maxillipèdes, ischion et mérus des troisièmes maxillipèdes et des premiers péréiopodes foliacés.

L'abdomen porte une carène dorsale sur les deux tiers postérieurs du troisième segment et la totalité des segments suivants. Toutes ces carènes sont sans épine terminale.

Le pétasma a été figuré par KEMP (1910, pl. 14, fig. 9) et par KENSLEY (1977, fig. 4 C, sous le nom de *B. expansus*).

Nous représentons le thélycum (fig. 6 b) qui est du même type que celui des *Benthesicymus* du groupe *brasiliensis*, mais également très proche de celui de *Benthonectes filipes*.

Sur le dessin du mâle publié par KENSLEY (1977, fig. 4 A), le mérus des premiers péréiopodes présente un rapport L/l égal à 2,6, alors que chez notre femelle ce rapport est égal à 3,2 (fig. 5 d). L'examen du spécimen de KENSLEY a permis de constater qu'il y a eu erreur de dessin et que le mérus des premiers péréiopodes a des proportions identiques chez le mâle et chez la femelle.

De même, semble-t-il, que tous les spécimens de cette espèce récoltés jusqu'à présent, notre femelle a ses trois dernières paires de péréiopodes qui manquent.

Toujours chez notre femelle, le rostre est aussi élevé mais légèrement plus court que celui du mâle représenté par KENSLEY (1977, fig. 4 A, sous le nom de *B. expansus*).

Vivante, cette espèce est uniformément colorée en rouge carmin. Elle a été récoltée entre 1 000-1 200 et 2 000 m de profondeur environ.

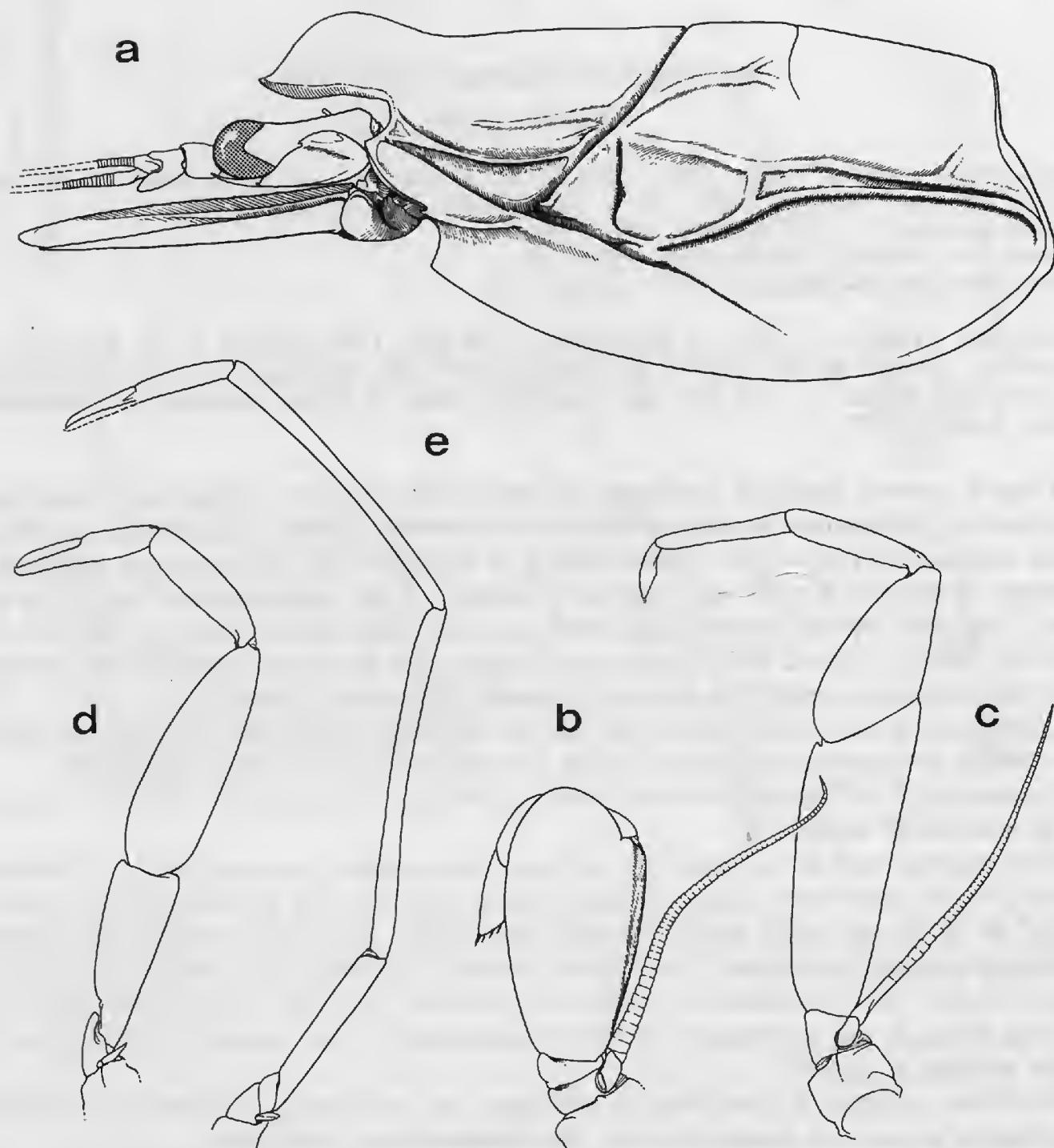


FIG. 5. — *Benthesicymus carinatus* Smith, 1884, ♀ 59,5 mm, MD 32/Réunion, CP 105, 1 740-1 850 m (MP-Na 6448) : a, partie antérieure du corps, vue latérale ; b, deuxième maxillipède droit, face externe ; c, troisième maxillipède droit, face externe ; d, premier péréiopode droit, face externe ; e, deuxième péréiopode droit, face externe (sur les figures b-e, les soies ne sont pas dessinées).

**Benthesicymus laciniatus Rathbun, 1906**

(Fig. 6 c, 7 a-c, 8 a-e)

*Benthesicymus laciniatus* Rathbun, 1906 : 906, fig. 59, pl. 19, fig. 3. — BURKENROAD, 1936 : 26, fig. 1.

*Benthesicymus hjorti* Sund, 1920 : 30, fig. 48, pl. II, fig. 4.

*Gennadas pectinatus* Schmitt, 1921 : 25, fig. 12, pl. 11, fig. 1.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — *BENTHEDI* : st 13 CH, 2 500-2 300 m : 2 ♂ 19,3 et 36,0 mm, 1 ♀ 39,2 mm (MP-Na 6449). — *MD 32/RÉUNION* : CP 15, 1 880-1 980 m : 1 ♂ très abîmé (MP-Na 6391) ; CP 146, 2 830-2 850 m : 1 ♀ 23,5 mm (MP-Na 6450). — *U. S. National Museum* : « Albatross » Hawaiian Exp. 1902 : st. 4018, vic. Kauai Id., 864-724 fms : 1 ♀ 37,0 mm holotype (USNM 30540) ; « Albatross » Biological Survey of San Francisco Bay 1912-1913 : st. 4390, off Sta Catalina Id., California, 1 350-2 182 fms : 1 ♀ 33,0 mm (holotype de *B. pectinatus*, USNM 53329) ; « Atlantis » Exp. : st. 15, 35°37' N-30°51' W, sud-ouest des Açores, 3 200 m, 16.8.1947 : 1 ♂ 31,5 mm (USNM 84430). — *Bergens Museum* : « Michael Sars » North Atlantic Deep Sea Exp. 1910 : st. 35, sud des îles Canaries, chalutage, 2 603 m, 18-19.5.1910 : 1 ♀ 43 mm (holotype de *B. hjorti* ; Bergens Mus. 17807) ; st. 53 sud-ouest des Açores, chalutage, 2 615-2 865 m, 8-9.6.1910 : 2 ♂ 24,5 et 34 mm (paratypes de *B. hjorti* ; Bergens Mus. 17808)

BURKENROAD (1936 : 26) a fait observer que *B. crenatus* Bate, 1881, *B. laciniatus* Rathbun, 1906, *B. hjorti* Sund, 1920, et *B. pectinatus* (Schmitt, 1921) sont difficiles à distinguer en se basant sur les descriptions qui en sont faites et que certaines de ces espèces sont peut-être à mettre en synonymie.

Nous avons pu observer au British Museum les types de *crenatus* (fig. 6 d-e, 7 d-e, 8 f-g), trois femelles récoltées par le « Challenger » dans l'Ouest-Pacifique, au voisinage de l'archipel des Tuamotou.

La plus grande ( $L_c = 63$  mm), capturée lors de la station 272 à 2 600 brasses de profondeur, est celle qui a été figurée par BATE et doit donc être considérée comme l'holotype. Les deux autres ( $L_c = 60$  mm env. et 24 mm env.), pêchées à 2 350 brasses de profondeur lors de la station 276, sont les paratypes.

Toutes ces femelles sont malheureusement en assez mauvais état. Leur examen montre toutefois que, contrairement à ce qu'avait envisagé BURKENROAD, *crenatus* est bien distinct de *laciniatus* dont il se différencie en particulier par :

- un rostre armé de trois dents (au lieu de deux) ;
- la présence d'une épine hépatique ;
- un fort sillon cervical ;
- une forte carène branchiocardiaque ;
- les dents du bord postérieur du tergite du quatrième segment abdominal plus fines et plus nombreuses (chez l'holotype, on en compte 27 d'un côté et 29 de l'autre, chez les paratypes de 25 à 29, au lieu de 13 à 19 chez *laciniatus*) ;
- l'absence d'une épine sur le bord postérieur des pleurons du cinquième segment abdominal ;
- le thélycum qui porte une longue épine entre les cinquièmes péréiopodes (absente chez *laciniatus*) et dont le tubercule situé entre les quatrièmes péréiopodes est plus acéré et plus dressé ;

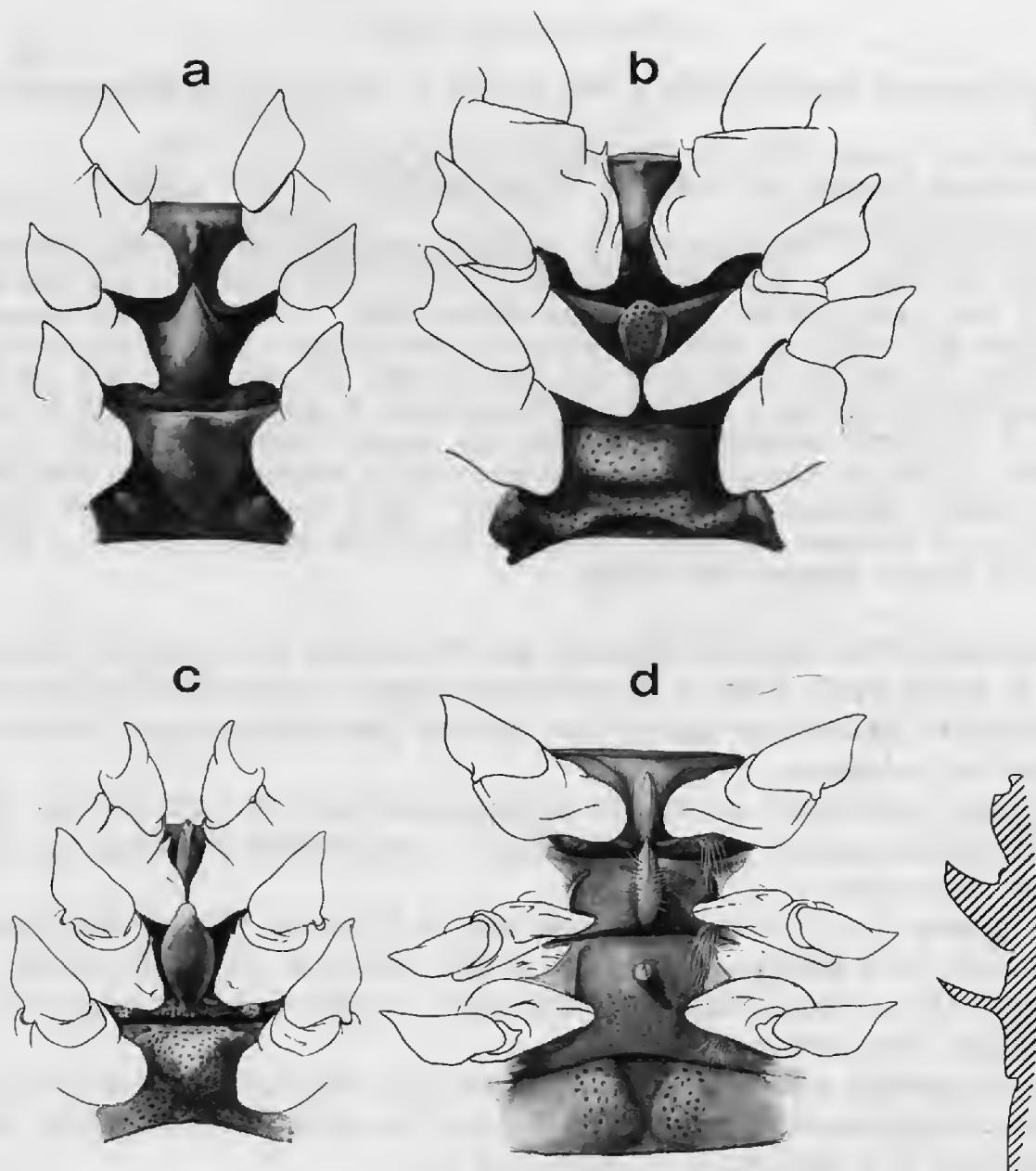


FIG. 6 a-d. — Vue ventrale des sternites thoraciques VI, VII, VIII et bases des péréiopodes : a, *Benthesicymus urinator* Burkenroad, 1936, ♀ 14 mm env., MD 32/Réunion, DS 149, 3 500-3 510 m (MP-Na 6452) ; b, *Benthesicymus carinatus* Smith, 1884, ♀ 59,5 mm, MD 32/Réunion, CP 105, 1 740-1 850 m (MP-Na 6448) ; c, *Benthesicymus laciniatus* Rathbun, 1906, ♀ 23,5 mm, MD 32/Réunion, CP 146, 2 830-2 850 m (MP-Na 6450) ; d, *Benthesicymus crenatus* Bate, 1881, ♀ 63 mm, holotype, « Challenger » Exp., st. 272, 2600 fms (BM).

FIG. 6 e. — Coupe longitudinale médiane des sternites thoraciques VI, VII, VIII : *Benthesicymus crenatus* Bate, 1881, même spécimen que pour la figure d.

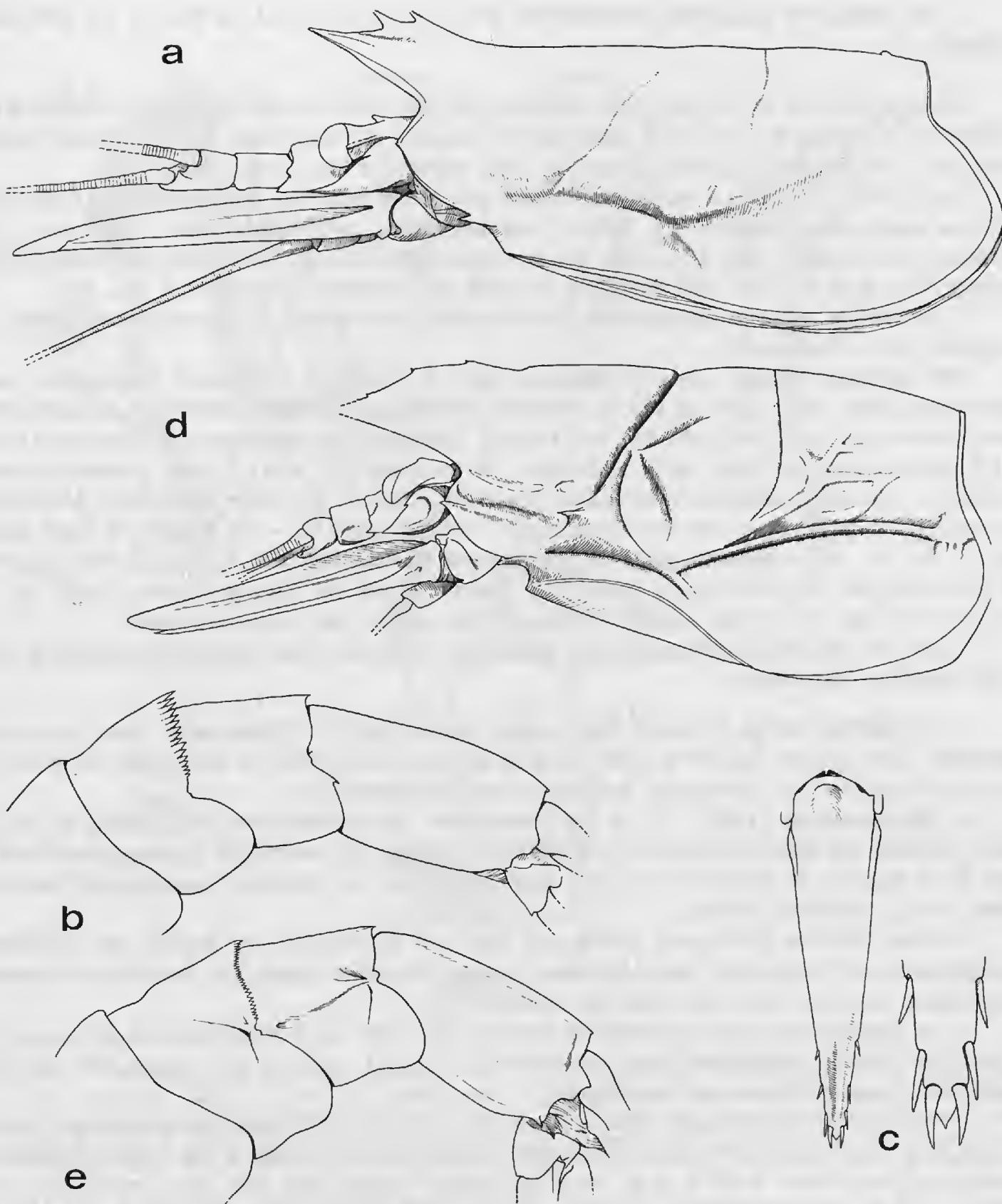


FIG. 7 a-c. — *Benthesicymus laciniatus* Rathbun, 1906, ♀ 23,5 mm, MD 32/Réunion, CP 146, 2 830-2 850 m (MP-Na 6450) : a, partie antérieure du corps, vue latérale ; b, segments abdominaux 4-6, vue latérale ; c, telson entier et extrémité du telson, vue dorsale.

FIG. 7 d-e. — *Benthesicymus crenatus* Bate, 1881, ♀ 63 mm, holotype, « Challenger » Exp., st. 272, 2600 fms (BM) : d, partie antérieure du corps, vue latérale ; e, segments abdominaux 4-6, vue latérale.

— le mérus des deuxièmes maxillipèdes peu élargi ( $L/l = 2,4$  au lieu de  $1,9$  chez *laciniatus*).

On notera qu'il n'y a pas, chez *crenatus*, de dent postrostrale comme l'a figuré BATE (1888, pl. LIV) qui a cru à tort, ainsi que l'a suggéré BURKENROAD, que le vestige lenticulaire de l'organe dorsal antérieur larvaire était le reste d'une dent.

BATE (1888, pl. LIV) a publié des dessins des pièces buccales de cette espèce. Ceux relatifs au palpe mandibulaire (fig. 8 f) et aux troisièmes maxillipèdes sont peu exacts ; on notera, en particulier, que le dactyle des troisièmes maxillipèdes de l'holotype est subrectangulaire (fig. 8 g) et donc bien différent de celui de *laciniatus* (cf. infra et fig. 8 c).

Il ne semble pas que cette espèce, dont le mâle est inconnu, ait été retrouvée depuis les captures du « Challenger ».

Par ailleurs, comme nous l'indiquons dans la rubrique « Matériel examiné », nous avons pu, grâce à un prêt de l'U. S. National Museum, examiner l'holotype de *laciniatus*, une femelle ( $Lc = 37$  mm) récoltée aux Hawaii, l'holotype de *pectinatus*, une femelle ( $Lc = 33,0$  mm) pêchée au large de la Californie, et un mâle ( $Lc = 31,5$  mm) capturé au sud-ouest des Açores et identifié à *laciniatus* par F. A. CHACE. En outre le Bergens Museum a accepté de nous envoyer les trois spécimens, une femelle ( $Lc = 43,0$  mm) et deux mâles ( $Lc = 24,5$  et  $34,0$  mm) provenant de l'Atlantique au voisinage des Açores ou des Canaries, d'après lesquels SUND a décrit *hjorti* ; la femelle ayant été figurée (SUND, 1920, pl. II, fig. 4) doit être considérée comme l'holotype, les mâles étant des paratypes.

Tous ces spécimens présentent une similitude frappante. Les remarques suivantes peuvent toutefois être faites :

— la position de la première dent rostrale par rapport à l'orbite peut varier très sensiblement ; elle peut se trouver à peine au-delà du fond de l'orbite ou nettement en avant, et ce aussi bien chez les spécimens indo-pacifiques qu'atlantiques ;

— BURKENROAD (1936 : 27) a fait remarquer que le deuxième maxillipède de *hjorti* était, d'après les dessins de SUND, très différent de celui de *laciniatus* (l'auteur américain a mal lu la légende de la figure de SUND qui indique que le deuxième maxillipède figuré est celui de *B. carinatus* Smith) ;

— chez tous les spécimens, quelle que soit leur provenance, le dactyle des troisièmes péréiopodes a la forme très caractéristique représentée sur la figure 8 c, forme qui s'observe aussi bien chez les mâles que chez les femelles ;

— le nombre des dents se trouvant sur l'un des côtés du bord postérieur du tergite du quatrième segment abdominal peut varier de 13 à 19 (cf. tabl. I) et ce aussi bien chez les spécimens indo-pacifiques qu'atlantiques ;

— le rapport des distances séparant, sur le telson, les lobes latéraux proximal et distal d'une part et le lobe latéral distal de l'épine proximale d'autre part a une valeur habituellement comprise entre 0,60 et 0,65 chez les adultes quelle que soit leur provenance (cf. tabl. I) ; chez les petits spécimens, cette valeur semble un peu inférieure (0,53 et 0,57) ; chez un mâle adulte provenant de l'Atlantique, cette valeur atteint 0,75 ;

— chez notre femelle adulte ( $Lc = 39,2$  mm), le tubercule médian du sternite thoracique VII est un peu moins effilé que celui des femelles holotypes de *laciniatus*, *pectinatus* et *hjorti* ;

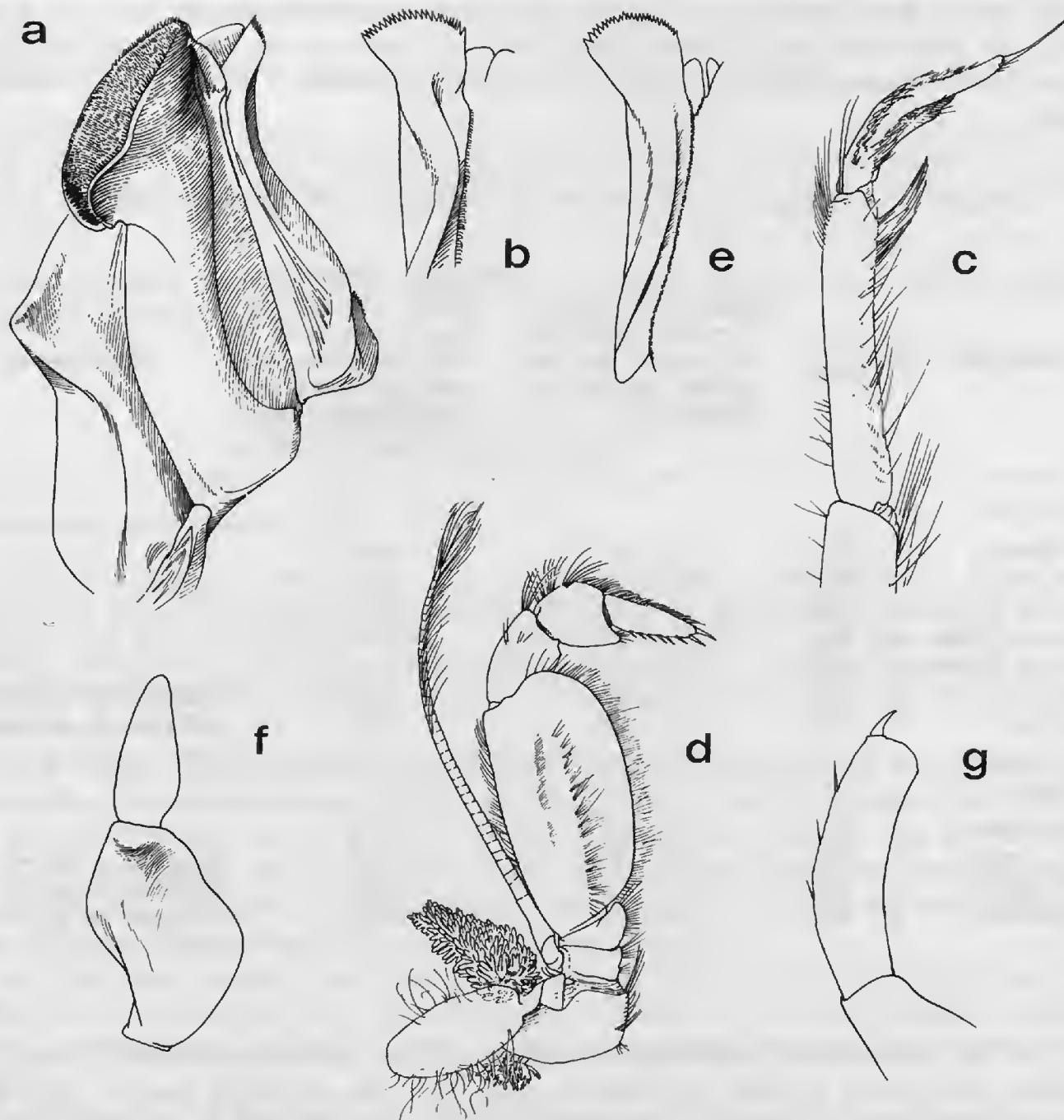


FIG. 8 a-e. — *Benthesicymus laciniatus* Rathbun, 1906 : a-c, ♂ 36,0 mm, BENTHEDI, st. 13 CH, 2 500-2 300 m (MP-Na 6449) : a-b, pétasma, moitié droite ; a, face antérieure ; b, lobe dorso-médian. — c, propode et dactyle du troisième maxillipède droit, face externe. — d, ♀ 23,5 mm, MD 32/Réunion, CP 146, 2 830-2 850 m (MP-Na 6450), deuxième maxillipède droit, face externe. — e, ♂ 34 mm, paratype de *B. hjorti*, « Michael Sars » Exp., 1910, st. 53, 2 615-2 865 m (Bergens Mus. 17808), lobe dorso-médian du pétasma.

FIG. 8 f-g. — *Benthesicymus crenatus* Bate, 1881, ♀ 63 mm, holotype, « Challenger » Exp., st. 272, 2600 fm (BM) : f, palpe mandibulaire droit (soies non figurées) ; g, dactyle du troisième maxillipède gauche, face interne (soies non figurées).

— chez les deux mâles atlantiques ( $L_c = 31,5$  et  $34,0$  mm) dont le pétasma est bien formé, la partie distale, en forme de spatule, du lobule dorso-médian du pétasma est moins recourbée ventro-dorsalement et a un bord distal dont le contour est un peu plus arrondi (fig. 8 e) que chez notre unique mâle adulte (fig. 8 b), mais est très proche de celui représenté par BURKENROAD (1936) sur sa figure 1 relative au pétasma d'un paratype présumé de *laciniatus*.

TABLEAU I. — Quelques caractéristiques des spécimens de *B. laciniatus* examinés.

Provenance	Sexe	$L_c$ (mm)	Nombre de dents sur le bord postérieur du tergite du qua- trième segment ab- dominal	Rapport : distance sé- parant les lobes la- téaux proximal et distal du telson / dis- tance séparant le lobe latéral distal de l'épine proximale du telson	Observations
<b>INDO-PACIFIQUE</b>					
La Réunion	♀	23,5	16 — 17	0,57	
La Réunion	♀	abîmée	16 — 17	—	
Banc du Geyser	♂	19,3	16 — 17	0,53	
Banc du Geyser	♂	36,0	16 — 17	0,63	
Banc du Geyser	♀	39,2	11 — 13	—	
Hawaii	♀	37,0	13 — 13	0,60	holotype de <i>laciniatus</i>
Californie	♀	33,0	17 — 18	0,65	holotype de <i>pectinatus</i>
<b>ATLANTIQUE</b>					
S.W. Açores	♂	31,5	13 — 15	0,75	
S.W. Açores	♂	24,5	17 — 17	0,60	paratype de <i>hjorti</i>
S.W. Açores	♂	34,0	19 — 19	0,61	paratype de <i>hjorti</i>
S. Canaries	♀	43,0	18 — 19	0,62	holotype de <i>hjorti</i>

A côté des nombreuses similitudes, aucune des légères différences relevées ci-dessus ne nous paraît significative au plan spécifique (la seule que nous aimerais pouvoir étudier sur un plus grand nombre de spécimens est celle relative au pétasma) et il nous paraît raisonnable de considérer *pectinatus* et *hjorti* comme synonymes de *laciniatus*.

Cette espèce a donc une large répartition géographique, étant connue du sud-ouest de l'océan Indien (La Réunion, banc du Geyser), de l'Ouest-Pacifique (Hawaii), de l'Est-Pacifique (Californie) et de l'Atlantique oriental (Canaries, Açores). Il est difficile de déterminer sa répartition bathymétrique, la plupart des captures ayant été faites lors de traits de chalut dont la profondeur a souvent varié considérablement au cours d'une même pêche. Les profondeurs extrêmes atteintes lors de ces pêches sont 1 325 et 4 000 m, mais il semble que l'on puisse admettre que l'espèce se trouve avec certitude entre 1 500 et 3 000 m.

*B. laciniatus* est d'assez grande taille puisqu'on en connaît une femelle dont la carapace mesure 44 mm et qui atteint 146 mm de longueur totale.

**Benthesicymus investigatoris** Alcock et Anderson, 1899

*Benthesicymus investigatoris* ; CROSNIER, 1978 : 21, fig. 7 c-d, 8 c-d, 9, 10.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — *MD 32/RÉUNION* : CP 8, 720-770 m : 1 ♂ abîmé (MP-Na 6392) ; CA 32, 580-820 m : 1 ♂ 16,2 mm, 1 ♀ 15,5 mm (MP-Na 6393) ; CP 140, 1 612-1 690 m : 2 ♀ 10 mm env. et 15,0 mm (MP-Na 6394) ; CA 141, 720-760 m : 3 ♂ 9,0 à 12,4 mm, 2 ♀ 10,2 et 11,0 mm (MP-Na 6395).

Cette espèce a une très large répartition indo-ouest-pacifique, entre 600 et 1 650 m de profondeur environ.

**Benthesicymus altus** Bate, 1881

(Fig. 9 a-e)

*Benthesicymus altus* ; TIRMIZI, 1960 : 323, fig. 1-3.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — *BENTHEDI* : st. 13 CH, 2 500-2 300 m : 1 ♀ 28,5 mm (MP-Na 6446) ; st. 82 CH, 3 450 m : 1 extrémité de queue (MP-Na 6380). — *MD 32/RÉUNION* : CP 146, 2 830-2 850 m : 1 ♀ 22,5 mm (MP-Na 6390). — *CHALLENGER EXP.* : st. 184, 12°8' S-145°10' E, 1 400 fms, 29.8.1874 : 1 ♀ holotype 32 mm (British Mus. 88.22). — *ALBATROSS EXP.* : st. 3411, 0°54' N-91°9' W, 1189 fms, 4.4.1891 : 2 ♂ 31,5 et 37,5 mm ; 1 ♀ 46,5 mm (U. S. Nat. Mus. 21194).

BATE (1888 : 336) a rapporté de nombreux spécimens récoltés par le « Challenger » à cette espèce. Leur réexamen montre que seul le type, une femelle capturée entre l'Australie et la Nouvelle-Guinée, est un *B. altus*, les autres spécimens étant soit des *B. investigatoris* (st. 170, 171 en partie, 174C, 214, 232, 235), soit des *Benthesicymus* du complexe *brasiliensis* (st. 133, 205) ; en outre, un spécimen de la station 171, réidentifié par BURKENROAD lors d'une visite au British Museum, est un *Gennadas capensis*.

Les thélycums de nos deux femelles sont bien identiques à celui représenté par TIRMIZI (1960, fig. 3). Le pétasma (fig. 9 e) n'avait pas, semble-t-il, été encore dessiné. L'espèce se reconnaît aisément au bord postérieur du sixième segment abdominal relevé dans sa partie dorsale.

Récoltée dans l'Atlantique et l'Indo-Pacifique, cette espèce n'était connue, dans l'océan Indien occidental, que du sud-ouest des îles Maldives (TIRMIZI, 1960) à 3 385 m de profondeur.

**Benthesicymus tirmiziae** Crosnier, 1978

(Fig. 9 f-g)

*Benthesicymus tirmiziae* Crosnier, 1978 : 16, fig. 7 a-b, 8 a-b, 11 a.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — *BENTHEDI* : st. 13 CH, 2 500-2 300 m : 1 ♂ 30,5 mm, 2 ♀ 27,1 et 28,8 mm (MP-Na 6381).

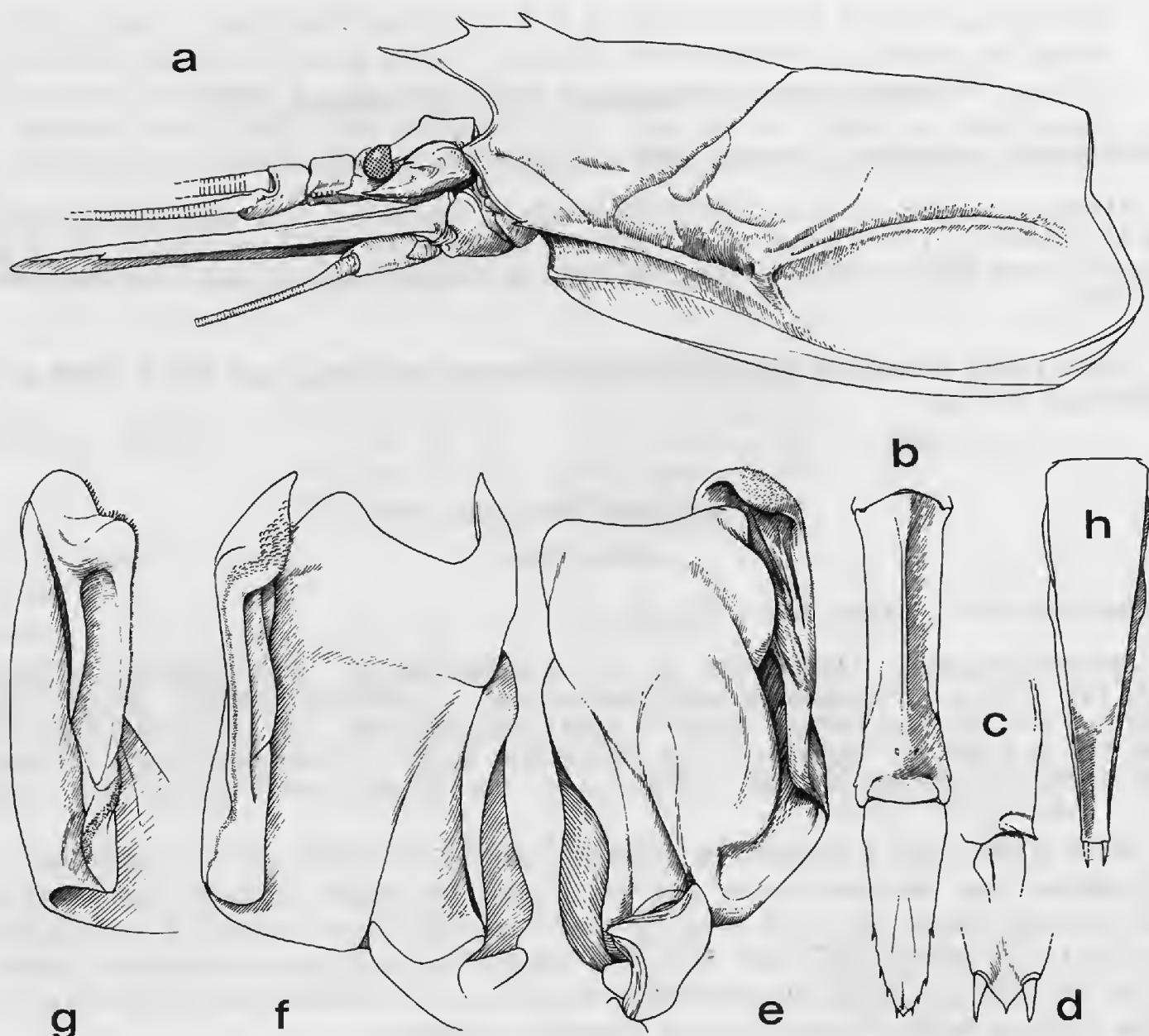


FIG. 9 a-e. — *Benthesicymus altus* Bate, 1881 : a-d, ♀ 28,5 mm, BENTHEDI, st. 13 CH, 2 500-2 300 m (MP-Na 6446) : a, partie antérieure du corps, vue latérale ; b, sixième segment abdominal et telson, vue dorsale ; c, partie postérieure du sixième segment abdominal et base du telson, vue latérale ; d, extrémité du telson, vue dorsale. — e, ♂ 37,5 mm, « Albatross » Exp., st. 3411, 1189 fms (USNM 21194), pétasma, moitié gauche, face antérieure.

FIG. 9 f-g. — *Benthesicymus tirmiziae* Crosnier, 1978, ♂ 30,5 mm, BENTHEDI, st. 13 CH, 2 500-2 300 m (MP-Na 6381), pétasma, moitié droite : f, face antérieure ; g, vue latérale interne.

FIG. 9 h. — *Bentheogennema stephensi* Burkenroad, 1940, ♀ 29 mm, SAFARI II, st. 8 CP 10, 4 350 m (MP-Na 6453), telson, vue dorsale.

Le mâle de cette espèce n'était pas encore connu avec certitude. Celui récolté lors de BENTHEDI a l'épine dorsale du cinquième segment abdominal implantée à l'extrémité postérieure de ce segment, exactement comme chez la femelle. Il semblerait donc qu'aux Philippines, *tirmiziae* et *bartletti* Smith, 1882, puissent cohabiter (voir à ce sujet CROSNIER, 1978 : 20).

Afin de compléter notre description de 1978, nous figurons le pétasma de cette espèce, qui est très proche de celui de *bartletti*.

*B. tirmiziae* avait déjà été récolté aux Philippines, aux Maldives et au large de la côte nord-ouest de Madagascar, entre 1 920 et 2 249 m de profondeur.

**Bentheogennema intermedia** (Bate, 1888)

*Bentheogennema intermedia*; CROSNIER, 1978 : 30, fig. 13 a-b, 14 a-c.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — *SAFARI II* : st. 8 CP 11, 4 360 m : 1 ♂ 10,0 mm env. (MP-Na 6438).

Cosmopolite, cette espèce a déjà été signalée à plusieurs reprises dans l'océan Indien.

**Bentheogennema pasithea** (de Man, 1907)

*Bentheogennema pasithea*; CROSNIER, 1978 : 31, fig. 13 c-d, 14 d.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — *SAFARI II* : st. 8 CP 11, 4 360 m : 1 ♂ 10,0 mm env. (MP-Na 6432).

Connue de l'Indo-Ouest-Pacifique, cette espèce a déjà été signalée à quatre reprises dans l'océan Indien. *Bentheogennema burkenroadi* Krygier et Wasmer, 1975, qui vit dans le Pacifique Nord, présente de très grandes affinités avec elle.

**Bentheogennema stephensi** Burkenroad, 1940

(Fig. 9 h, 11 a)

*Bentheogennema stephensi* Burkenroad, 1940 : 37.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — *SAFARI II* : st. 8 CP 10, 4 350 m : 1 ♀ 29 mm env. (MP-Na 6453).

D'après la description préliminaire de BURKENROAD, la seule publiée, cette espèce ressemble en tous points à *intermedia*, sauf en ce qui concerne :

— le telson armé seulement de deux paires d'épines, l'une distale, l'autre vers son milieu, au lieu de quatre ;

— la partie médiane de la membrane distale du pétasma, située entre les excroissances distales des lobules ventral et médian, presque droite, au lieu d'être nettement convexe.

Notre femelle ressemble tout à fait à *intermedia* mais en diffère effectivement par un telson (fig. 9 h) n'ayant que deux paires d'épines, l'une à son extrémité distale, l'autre à son quart distal. La position des épines, d'ailleurs très petites, de cette deuxième paire ne correspond pas à la description de BURKENROAD qui mentionne qu'elles sont « midlateral ». Nous identifions donc notre spécimen à *stephensi* avec un léger doute.

En ce qui concerne le pétasma, que nous n'avons pu examiner, il ne nous semble pas certain que le caractère distinctif cité par BURKENROAD soit valable. BOUVIER (1908, pl. 6,

fig. 18, sous le nom de *Gennadas alicei*), KEMP (1909, pl. 75, fig. 3), BARNARD (1950, fig. 119 b) ont bien figuré la partie médiane de la membrane distale du pétasma de *B. intermedia* convexe, mais sur le spécimen de Madagascar que nous avons dessiné (CROSNIER, 1978, fig. 14 c), qui n'était pas tout à fait adulte, cette partie était droite. Il est donc possible que la convexité soit un caractère venant avec l'âge.

Les thélycums des deux espèces sont très voisins sinon identiques (il faudrait pouvoir comparer plusieurs spécimens de chaque espèce pas trop abîmés). Le dessin que nous publions ici (fig. 11 a) correspond bien à la réalité ; la figure 14 a de notre travail de 1978, relative à *intermedia*, n'est pas satisfaisante en ce qui concerne la plaque médiane du sternite thoracique VIII qui, en fait, s'étend plus vers l'arrière, comme nous la représentons ici pour *stephensonii*.

Le type de *stephensonii* a été récolté au nord de la Nouvelle-Zélande. Il ne semble pas que l'espèce ait été signalée depuis sa description et le matériel qui a servi à l'établir semble avoir disparu.

### **Gennadas capensis Calman, 1925**

*Gennadas capensis* ; CROSNIER, 1978 : 36, fig. 18 c.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — SAFARI I : st. 6 CP 03, 4 912 m : 1 ♀ 11,2 mm (MP-Na 6636). — MD 32/RÉUNION : CP 150, 3 450-3 520 m : 1 ♂ 9,3 mm (MP-Na 6397).

Cette espèce, essentiellement atlantique, n'avait jusqu'à présent été signalée que deux fois dans l'océan Indien, par 34°12' S-28°24' E (KENSLEY, 1971) et au nord-ouest de Madagascar (CROSNIER, 1978).

### **ARISTEIDAE**

#### **Hepomadus tener Smith, 1884**

*Hepomadus tener* ; PÉREZ FARFANTE, 1973 : 442, fig. 1-5 C, 6-10.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — SAFARI I : st. 6 CP 02, 4 905 m : 1 juv. 15,5 mm, 1 ♂ 27,0 mm (MP-Na 6635) ; st. 16 CP 09, 4 730-4 589 m : 1 juv. 18,0 mm (MP-Na 6638). — SAFARI II : st. 31 CP 24, 5 340 m : 1 ♀ 41,0 mm (MP-Na 6435) ; st. 36 CP 31, 5 300 m : 1 ♀ 37,0 mm (MP-Na 6434). — MD 32/RÉUNION : CP 82, 2 550-2 700 m : 1 ♀ 38,2 mm (MP-Na 6398).

La description détaillée que PÉREZ FARFANTE (1973) a donné de cette espèce, d'après des spécimens atlantiques, s'applique bien à nos exemplaires. On notera seulement que :

— la face supérieure de l'endite des deuxièmes maxilles ne porte que deux ou trois fortes soies recourbées (dans un cas une quatrième plus fine) et jamais de fines soies pennées ; la face inférieure porte de 3 à 9 soies (très fortes et plus fines en mélange) ;

— la longueur du rostre est très variable : la femelle de 38,2 mm a un rostre cassé mais qui était certainement plus long que la carapace (et nettement recourbé vers le haut) ;

les deux autres femelles, bien qu'aussi grandes que la précédente, ont encore des rostres très courts (rapport de la longueur du rostre à celle de la carapace égal à 0,45 pour la femelle de 37,0 mm et 0,35 pour celle de 41,0 mm et ce sans qu'il semble s'agir de rostre en cours de régénération) ; chez le jeune mâle, la longueur du rostre n'est égale qu'à 0,3 fois celle de la carapace ;

— le rapport longueur/largeur de la plaque médiane du thélycum est également variable ; il est égal à 1,74 chez la femelle de 37,0 mm (donc pratiquement identique à celui relatif à la plaque d'une femelle de 47 mm représentée par PÉREZ FARFANTE, 1973, fig. 8), à 1,85 chez la femelle de 38,2 mm et à 2,0 chez la femelle de 41 mm ;

— enfin, le rapport de la longueur de l'épine dorsale du troisième segment abdominal à la distance séparant le bord postérieur et le sillon transversal de ce même segment est égal à 0,70 chez le mâle de 27,0 mm, 0,75 chez la femelle de 41,0 mm, 1,1 chez celle de 37 mm et 1,15 chez celle de 38,2 mm (chez les spécimens atlantiques, ce rapport ne semble pas dépasser 1,0).

PÉREZ FARFANTE a bien montré les variations très importantes existant chez cette espèce dans l'Atlantique ; celles notées ci-dessus n'ont donc rien d'anormal.

Le spécimen de 38,2 mm, qui est le seul que nous ayons pu examiner à l'état frais, avait une coloration rouge orange très uniforme.

Cette espèce n'est encore connue que de l'Atlantique entre 765 et 5 400 m de profondeur environ et de l'océan Indien, où elle n'avait été signalée avec certitude que de la région de Zanzibar à 2 930 m (RAMADAN, 1938) et, de façon moins certaine, du golfe du Bengale vers 2 300-2 400 m (WOOD MASON et ALCOCK, 1891 ; ALCOCK, 1901). Nos récoltes proviennent des environs de La Réunion à 2 550-2 700 et 4 730-4 589 m, du sud de Madagascar à 4 905 m, et du sud-est des îles Chagos à 5 325 et 5 300 m de profondeur.

#### **Aristaeomorpha foliacea (Risso, 1827)**

*Aristaeomorpha foliacea* ; CROSNIER, 1978 : 54, fig. 23-24.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — MD 32/RÉUNION : CP 122, 450-580 m : 2 ♂ 43,0 et 43,5 mm, 1 ♀ 58,5 mm (MP-Na 6401) ; CP 123, 340-525 m : 5 ♂ 34,7 à 43,8 mm, 3 ♀ 49,5 à 56,5 mm (MP-Na 6402) ; CP 144, 605-620 m : 4 ♂ 36,0 à 40,8 mm, 2 ♀ 49,3 et 54,0 mm (MP-Na 6403).

Cette espèce est très cosmopolite. Dans la région malgache, elle se trouve entre 170-175 et 650-750 m de profondeur.

#### **Aristeus virilis (Bate, 1881)**

*Aristeus virilis* ; CROSNIER, 1978 : 61, fig. 25 a-b, 26 a-b.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — MD 32/RÉUNION : CP 144, 605-620 m : 1 ♀ 34,7 mm (MP-Na 6408).

Cette espèce a une très large répartition indo-ouest-pacifique. Dans la région malgache, elle a été trouvée entre 400 et 900 m de profondeur.

**Aristeus antennatus (Risso, 1816)**

*Aristeus antennatus* ; CROSNIER, 1978 : 71, fig. 25 g-i, 26 h-i.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — *MD 32/RÉUNION* : CP 122, 450-580 m : 1 ♂ 28,4 mm, 1 ♀ 39,0 mm (MP-Na 6404) ; CP 123, 340-525 m : 2 ♀ 43,0 et 52,9 mm (MP-Na 6405) ; CA 141, 720-760 m : 1 ♂ 19,8 mm (MP-Na 6406) ; CP 144, 605-620 m : 2 ♂ 19,0 et 22,5 mm (MP-Na 6407).

Cette espèce est connue de la Méditerranée, de l'Atlantique oriental et de l'océan Indien occidental. Dans la région malgache, elle semble se rencontrer surtout entre 450 et 900 m de profondeur.

**Hemipenaeus carpenteri Wood Mason, 1891**

*Hemipenaeus carpenteri* ; CROSNIER, 1978 : 76, fig. 27 c-d, 28 a-b, 29 a.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — *BENTHEDI* : st. 82 CH, 3 450 m : 1 abdomen (MP-Na 6383) ; st. 90 CH, 3 700 m : 2 ♀ 23,0 et 28,4 mm (MP-Na 6382). — *SAFARI II* : st. 8 CP 10, 4 350 m : 1 ♀ 31,0 mm (MP-Na 6437) ; st. 8 CP 11, 4 360 m : 1 ♂ juv. 17,5 mm (MP-Na 6436). — *MD 32/RÉUNION* : CP 21, 4 030 m : 1 ♀ 22 mm env. (MP-Na 6396).

Cette espèce est cosmopolite et avait été récoltée entre 1 200 et 3 840-3 875 m de profondeur. Nous la signalons jusqu'à 4 360 m.

**Hemipenaeus spinidorsalis Bate, 1881**

(Fig. 14 a)

*Hemipenaeus spinidorsalis* ; CROSNIER, 1978 : 80, fig. 27 b, 28 c-d, 29 b.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — *SAFARI I* : st. 26 CP 17, 4 987-5 025 m : 1 ♂ 43,0 mm, 1 ♀ 49,5 mm (MP-Na 6639).

La plaque lancéolée du sternite thoracique VII de cette espèce est plus large que celle de *H. carpenteri* ; ses bords latéraux sont plus arrondis et sa pointe terminale est moins développée ; par ailleurs la carène longitudinale médiane qui se trouve entre les bases des troisièmes péréiopodes se prolonge en avant par une longue épine, tandis qu'elle est inerme chez *H. carpenteri* (on pourra comparer la figure 14 a à la figure 28 a, relative à *H. carpenteri*, que nous avons publiée dans notre travail paru en 1978).

Cette espèce est cosmopolite et avait été récoltée entre 1 930 et 3 749 m de profondeur. Nous la signalons jusqu'à 4 987-5 025 m.

**Pseudaristeus crassipes (Wood Mason, 1891)**

*Pseudaristeus crassipes* ; CROSNIER, 1978 : 83, fig. 30 d.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — *SAFARI II* : st. 4 CP 06, 1 035 m : 1 ♀ 35,1 mm (MP-Na 6367).

Cette espèce indo-ouest-pacifique a été récoltée à plusieurs reprises (golfe d'Aden, mer d'Arabie, golfes de Mannar et du Bengale, mer d'Andaman, Indonésie) entre 500 et 1 737 m de profondeur.

**Plesiopenaeus edwardsianus** (Johnson, 1867)

*Plesiopenaeus edwardsianus* ; CROSNIER, 1978 : 88, fig. 31 a-c, 32 a-c, 33 a.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — *SAFARI II* : st. 4 CP 07, 1 095 m : 1 ♂ 55,0 mm (MP-Na 6439).

Cosmopolite, cette espèce avait déjà été signalée à plusieurs reprises dans l'Indo-Ouest-Pacifique entre 371 et 1 289 m de profondeur.

**Plesiopenaeus armatus** (Bate, 1881)

*Plesiopenaeus armatus* ; CROSNIER, 1978 : 92, fig. 31 d-e, 32 d-f, 33 b.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — *BENTHEDI* : st. 13 CH, 2 500-2 300 m : 1 ♀ 45,1 mm (MP-Na 6386) ; st. 90 CH, 3 700 m : 1 ♀ 74,5 mm (MP-Na 6387). — *SAFARI I* : st. 1 CP 01, 2 608 m : 2 ♂ 29,8 et 55,5 mm ; 1 ♀ 63,0 mm (MP-Na 6634) ; st. 15 CP 08, 3 825 m : 1 ♂ 32,1 mm (MP-Na 6637) ; st. 18 CP 10, 3 668-3 800 m : 1 ♀ 74,0 mm (MP-Na 6640). — *SAFARI II* : st. 1 CP 02, 3 625 m : 1 ♀ 56,4 mm (MP-Na 6443) ; st. 2 CP 03, 3 450 m : 1 ♂ 56,5 mm (MP-Na 6442) ; st. 24 CP 17, 4 907-4 965 m : 1 ♂ 42,5 mm (MP-Na 6440) ; st. 27 CP 18, 5 175 m : 1 ♀ 38,3 mm (MP-Na 6441). — *MD 32/RÉUNION* : CP 21, 4 030 m : 1 ♂ 40,2 mm (MP-Na 6399) ; CP 140, 1 612-1 690 m : 1 juv. 13,4 mm (MP-Na 6400).

Cosmopolite, cette espèce avait déjà été récoltée à plusieurs reprises dans l'Indo-Ouest-Pacifique entre 1 789 et 4 298 m. Nous la signalons à 5 175 m de profondeur ; dans l'Atlantique, elle a été trouvée jusqu'à 5 413 m.

**SOLENOCERIDAE**

**Haliporus thetis** Faxon, 1893

(Fig. 10 a-c, 11 b)

*Haliporus thetis* Faxon, 1893 : 196 ; 1895 : 122, pl. 48, fig. 2-2 d.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — *BENTHEDI* : st. 13 CH, 2 500-2 300 m : 2 ♂ 24,5 et 28,5 mm (MP-Na 6370). — *SAFARI II* : st. 2 CP 02, 3 625 m : 1 ♀ très abîmée (MP-Na 6369). — *MD 32/RÉUNION* : CP 150, 3 450-3 520 m : 1 ♀ 27,0 mm (MP-Na 6368).

La description de FAXON s'applique bien à nos spécimens. I. PÉREZ FARFANTE qui a accepté de comparer deux d'entre eux au type de *thetis*, une femelle en très mauvais état

conservée au Museum of Comparative Zoology de l'Université d'Harvard sous le numéro MCZ 4969, a confirmé notre identification.

Les remarques suivantes peuvent être faites :

— la dent située à la base du rostre est à la hauteur du fond de l'orbite chez le type qui est une femelle. Il en est de même chez nos deux mâles, tandis que chez la femelle récoltée à La Réunion (fig. 10 a) la dent est nettement en avant du fond de l'orbite. Les rostres de tous nos spécimens sont cassés ; chez la femelle de La Réunion qui a le rostre le moins abîmé, celui-ci est cassé un peu au-delà de la quatrième dent et il n'est pas possible de savoir s'il y avait une cinquième dent très petite ; il y a d'ailleurs une incohérence, chez FAXON, au sujet du nombre des dents rostrales : cinq sont mentionnées dans sa description et quatre seulement apparaissent sur son dessin. I. PÉREZ FARFANTE nous a confirmé la présence de cinq dents rostrales ;

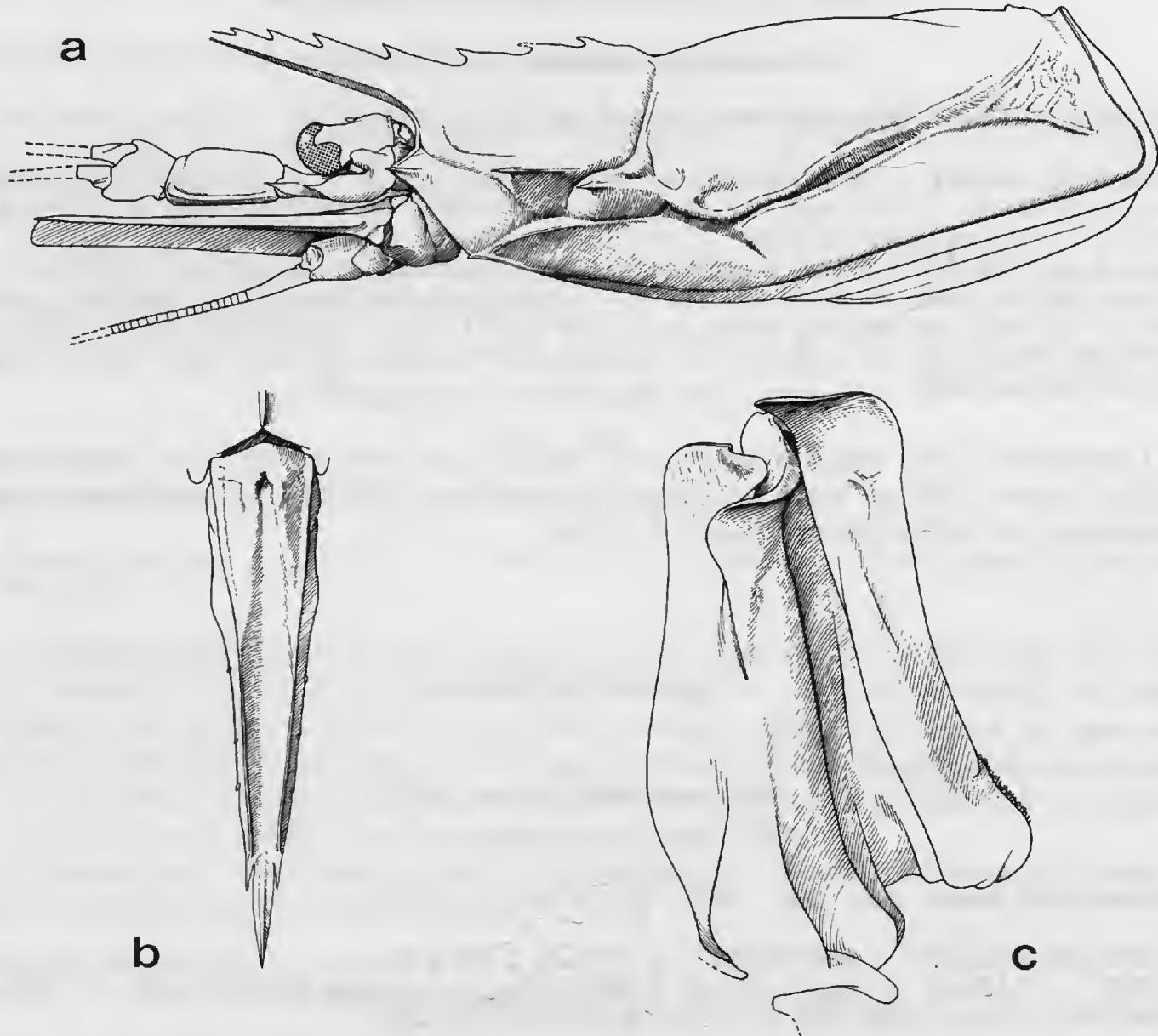


FIG. 10. — *Haliporus thetis* Faxon, 1893 : a-b, ♀ 27,0 mm, MD 32/Réunion, CP 150, 3 450-3 520 m (MP-Na 6368) : a, partie antérieure du corps, vue latérale ; b, telson, vue dorsale. — c, ♂ 24,5 mm, BENTHEDI, st. 13 CH, 2 500-2 300 m (MP-Na 6370), moitié gauche du pétasma, face antérieure.

— FAXON, dans sa description, mentionne les carènes dorsales des six segments abdominaux mais n'indique pas celles qui se terminent par une épine. Sur sa figure 2, seules les cinquième et sixième se terminent par une petite épine ; c'est ce que nous observons chez nos spécimens ; c'est également ce qui s'observe chez le type d'après I. PÉREZ FARFANTE ;

— les tels de nos spécimens portent une paire de fortes épines fixes précédée de trois paires de petites épines mobiles (fig. 10 b). FAXON mentionne « a pair of conspicuous lateral spines near the tip and about four pairs of very minute spinules on the margin in front of them ». Le « about four » est un peu étonnant ; par ailleurs la figure 2 c de FAXON ne correspond pas au texte puisque, sur le telson, seules quatre petites paires d'épines sont représentées. I. PÉREZ FARFANTE a constaté que, maintenant, l'extrémité du telson du type manque, y compris les épines fixes, et que trois paires de petites épines mobiles subsistent, disposées comme l'indique la figure 2 c de FAXON ;

— sur la figure 2 de FAXON, l'angle antennaire est moins développé que chez nos spécimens et les épines antennaire et postantennaire sont sans carène (contrairement à ce qui s'observe chez nos spécimens). I. PÉREZ FARFANTE nous a confirmé que ces différences ne sont qu'apparentes, le dessin de FAXON étant inexact sur ces points.

Toujours chez nos spécimens, l'exopodite des troisièmes maxillipèdes est de petite taille, les exopodites des péréiopodes sont très petits mais bien visibles. Une podobranchie existe sur les deuxièmes et troisièmes maxillipèdes ainsi que sur les trois premières paires de péréiopodes ; toutefois, seule celle des deuxièmes maxillipèdes est bien développée, les autres étant de très petite taille. Enfin, le basis et l'ischion des premiers péréiopodes sont armés chacun d'une épine fixe, subdistale, bien développée ; les mérus des quatre premières paires de péréiopodes (les cinquièmes péréiopodes manquent chez tous nos spécimens) portent sur leur face ventrale, du côté externe, deux épines mobiles, l'une subdistale, l'autre implantée vers le milieu de l'article ; une telle spinulation s'observe également chez le type d'après I. PÉREZ FARFANTE.

*Haliporus thetis* est très proche de *H. taprobanensis* Alcock et Anderson, 1899 (voir CROSNIER, 1978 : 97, fig. 34-35, 39 a, 40 a, 42 a). Il en diffère essentiellement par :

— la présence de podobranches sur les trois premières paires de péréiopodes (chez *taprobanensis*, aucun péréiopode n'a de podobranchie) ;

— le développement plus grand de la carène dorsale du premier segment abdominal qui s'étend sur tout l'espace séparant le sillon transversal et le bord postérieur du segment (chez *taprobanensis*, cette carène ne couvre que les trois cinquièmes de cet espace) ;

— l'absence d'une épine à l'extrémité distale de la carène dorsale du quatrième segment abdominal (une épine assez forte existe chez *taprobanensis*).

Le thélycum et le péasma de *thetis* sont très proches de ceux de *taprobanensis* mais légèrement différents comme on pourra le constater en comparant les figures 11 b et 10 c de ce travail à celles relatives à *taprobanensis* que nous avons publiées en 1978 (fig. 35 a-c).

Les deux espèces vivent à des profondeurs très différentes. *H. thetis* a été capturé à 2 487 m et 3 500-3 520 m, *taprobanensis* entre 700 m environ et 1 017-1 088 m. Enfin, *thetis* semble être une espèce plus petite que *taprobanensis*. Jusqu'à présent, *thetis* n'était connu, semble-t-il, que par le type, une femelle, capturé au voisinage des îles Galapagos (2°34' N-92°06' W).

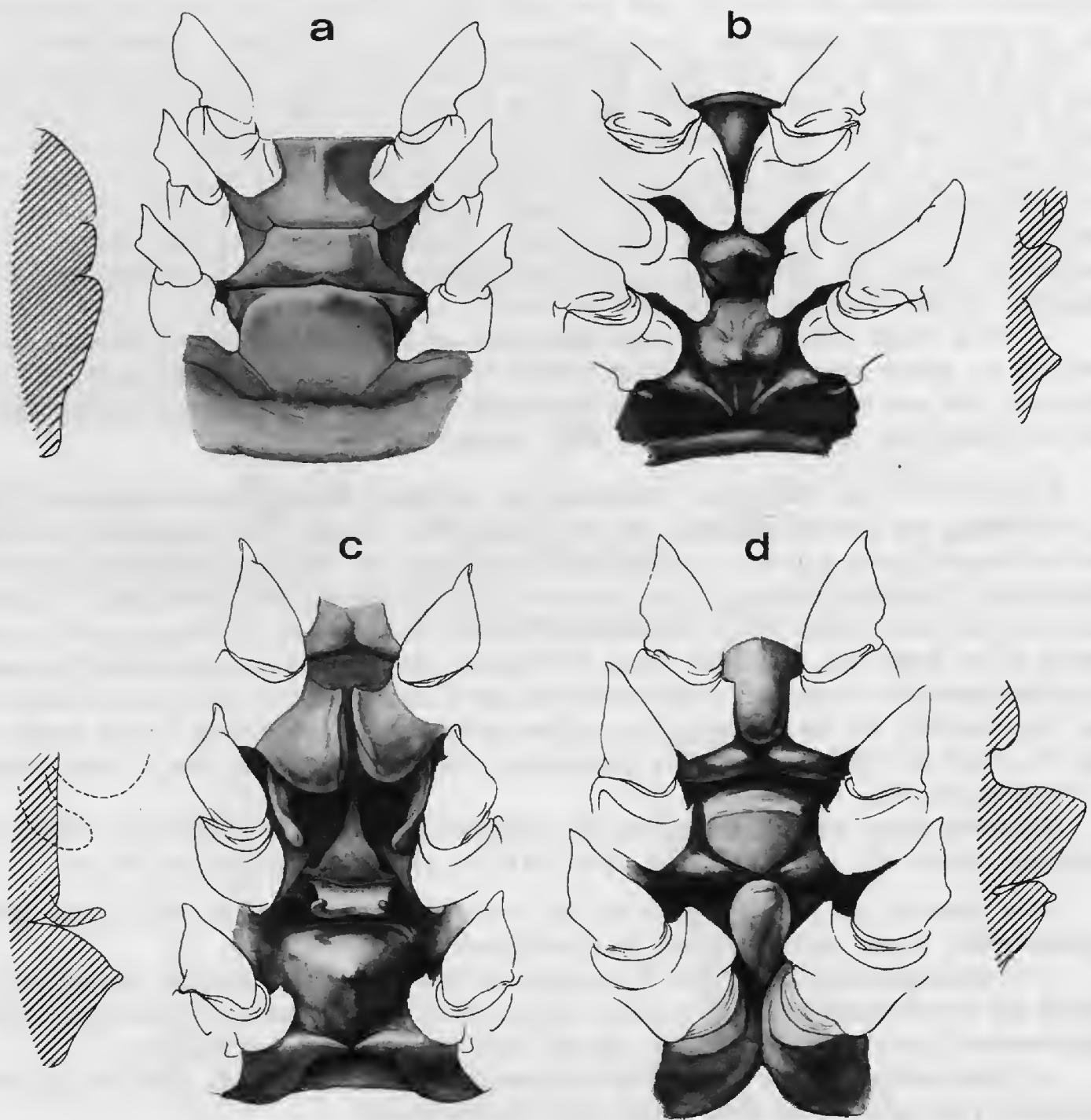


FIG. 11. — Vue ventrale des sternites thoraciques VI, VII, VIII et bases des péréiopodes. Coupe longitudinale médiane de ces mêmes sternites : a, *Bentheogenennema stephensonii* Burkenroad, 1940, ♀ 29 mm, SAFARI II, st. 8 CP 10, 4 350 m (MP-Na 6453) ; b, *Haliporus thetis* Faxon, 1893, ♀ 27,0 mm, MD 32/Réunion, CP 150, 3 450-3 520 m (MP-Na 6368) ; c-d, *Hymenopenaeus sewelli* Ramadan, 1938 : c, ♀ 17,3 mm, SAFARI II, st. 8 CP 11, 4 360 m (MP-Na 6454) ; d, ♂ 16,5 mm, *ibidem* (MP-Na 6454).

**Hymenopenaeus sewelli** Ramadan, 1938

(Fig. 11 c-d, 12 a-e)

*Hymenopenaeus sewelli* Ramadan, 1938 : 58, fig. 7 a-e.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — *SAFARI II* : st. 8 CP 11, 4 360 m : 1 ♂ 16,5 mm, 1 ♀ 17,3 mm (MP-Na 6454). — *JOHN MURRAY EXP.* : st. 156, Maldives area, 1 828 m : 1 ♀ holotype 20,5 mm (British Mus. 1937.12.7.78).

La description détaillée de RAMADAN s'applique parfaitement à nos spécimens. Seul diffère un peu le rostre de notre femelle (le mâle a un rostre cassé à sa base) qui est droit et non légèrement arqué vers le haut et dont la cinquième dent, comptée à partir de l'extrémité du rostre, est nettement en avant du fond de l'orbite au lieu d'être à son niveau.

Nous publions une série de dessins de cette espèce. Le pétasma a dû être en partie reconstitué, notre mâle étant abîmé et son pétasma déchiré. Le sternite thoracique VII de la femelle porte, à la partie médiane de son bord postérieur, une sorte de fourche à deux dents verticales.

Par ses pièces génitales, c'est de *laevis* (BATE, 1881), bien figuré par PÉREZ FARFANTE (1977 a, fig. 13-15), que *sewelli* est très proche. Il s'en distingue par :

- son rostre nettement dressé (au lieu d'être horizontal) ;
- la plaque verticale située au bord postérieur du sternite thoracique VII de la femelle profondément découpée en forme de fourche (alors que cette plaque, bien qu'assez variable, est beaucoup moins découpée chez *laevis*) ;
- le processus mésial du lobule ventromédian du pétasma portant trois petites dents (au lieu de deux grandes).

*H. sewelli* n'avait pas été retrouvé, à notre connaissance, depuis la capture du type. Il n'est donc connu que de la région des Maldives et, pas très loin de là, du sud-est du Sri Lanka (1°41' N-87°06' E) et a été récolté à 1 828 et 4 360 m de profondeur.

*H. laevis*, surtout connu de l'Atlantique dont il est décrit, vit aux mêmes profondeurs que *sewelli* (il a été récolté entre 1 657 et 4 792 m). Il a été signalé à trois reprises dans l'Indo-Ouest-Pacifique : aux Philippines (BATE, 1888) et, sous le nom de *microps*, aux îles Laccadiques (WOOD MASON et ALCOCK, 1891) et Andaman (WOOD MASON, 1891 ; ALCOCK, 1901). Étant donné la parenté existante entre *sewelli* et *laevis*, il serait intéressant de pouvoir réexaminer les spécimens de *laevis* signalés de l'Indo-Ouest-Pacifique afin de vérifier leur identification. PÉREZ FARFANTE (1977 a) a réexaminé la femelle des Philippines, identifiée à *laevis* par BATE, et trouvé qu'elle appartient bien à cette espèce.

**Haliporoides sibogae madagascariensis** Crosnier, 1978

*Hymenopenaeus sibogae madagascariensis* Crosnier, 1978 : 102, fig. 36 b, 37 a-e, 38 a-c, 39 b, 40 b, 41 b, 42 b.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — *MD 32/RÉUNION* : CP 122, 450-580 m : 1 ♀ 35,5 mm (MP-Na 6409) ;

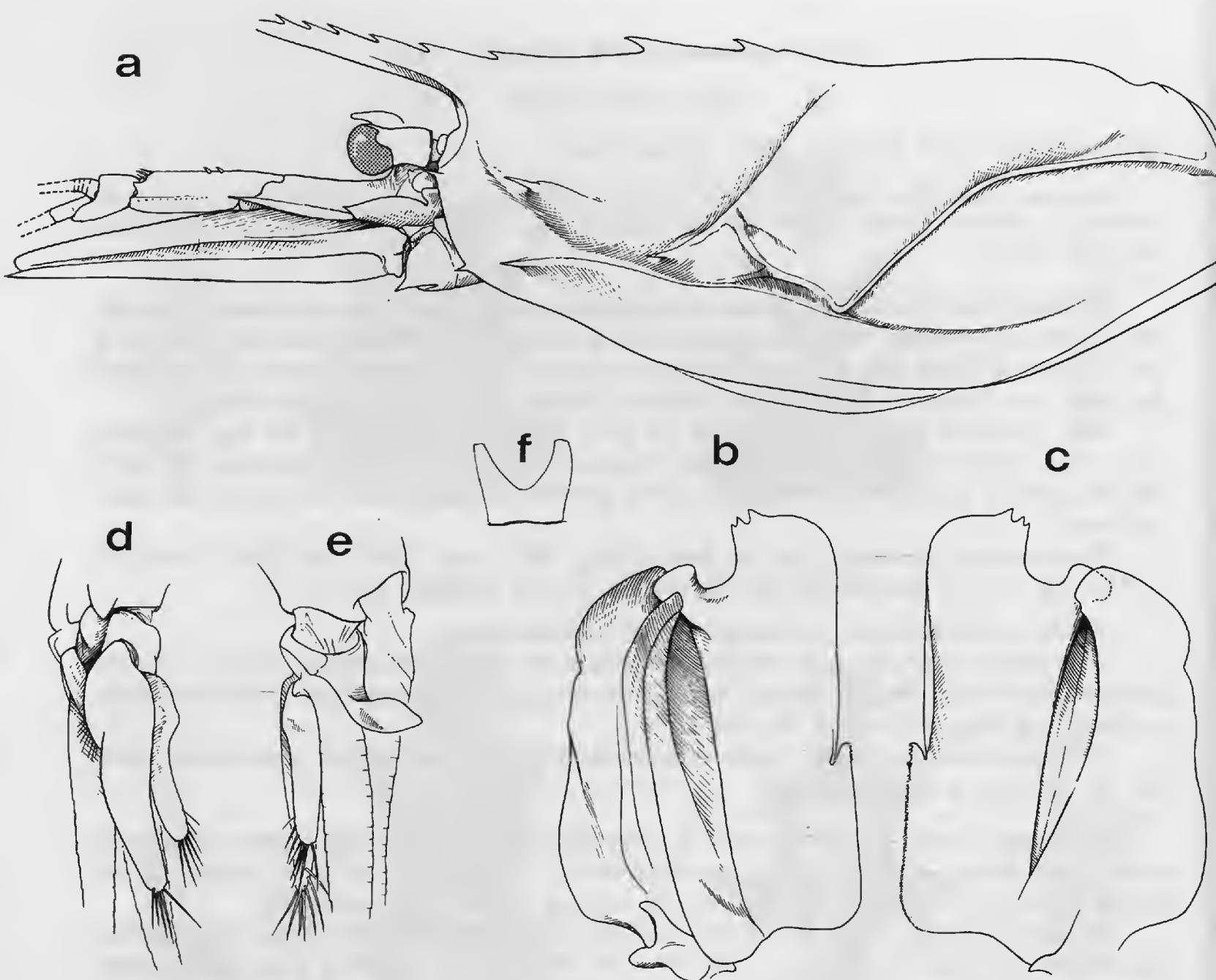


FIG. 12. — *Hymenopenaeus sewelli* Ramadan, 1938 : a, ♀ 17,3 mm, SAFARI II, st. 8 CP 11, 4 360 m (MP-Na 6454), partie antérieure du corps, vue latérale. — b-e, ♂ 16,5 mm, *ibidem* (MP-Na 6454) : b-c, pétasma, moitié gauche, faces antérieure et postérieure ; d-e, appendix masculina droit, vues latérale interne et postérieure. — f, ♀ 20,5 mm, holotype, « John Murray » Exp., st. 156, 1 828 m (BM. 1937.12.7.78), plaque verticale du bord postérieur du sternite thoracique VII, vue postérieure.

CP 144, 605-620 m : 3 ♂ 25,5 à 27,7 mm, 2 ♀ 30,4 et 40,1 mm (MP-Na 6410) ; CP 181, 300-410 m : 1 ♂ 30,7 mm (MP-Na 6411).

Cette sous-espèce n'était encore connue que des côtes ouest et nord-ouest de Madagascar entre 400 et 800 m de profondeur.

**Hymenopenaeus propinquus** (de Man, 1907)

*Hymenopenaeus propinquus* ; CROSNIER, 1978 : 124, fig. 39 e, 40 e, 42 e, 43 c, 45 e-h, 46 d-e, 47 a.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — MD 32/RÉUNION : CP 8, 720-770 m : 1 ♀ 13,0 mm (MP-Na 6412) ; DS 180, 650-675 m : 1 ♀ 9,5 mm (MP-Na 6413).

Cette espèce, déjà signalée à La Réunion (CROSNIER, 1976), est également connue de l'Indonésie, des Maldives, de Zanzibar et de Madagascar. Elle a été capturée entre 510 et 1 200 m de profondeur.

**Solenocera comata** Stebbing, 1915

*Solenocera comata* ; CROSNIER, 1978 : 138, fig. 48 b, 49 b, 50 d-f, 51 b-c, 52 b, 55 b, 58 b, 59 e.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — MD 32/RÉUNION : DS 178, 412-460 m : 1 ♀ 11,0 mm (MP-Na 6420).

Cette espèce a une très large répartition indo-ouest-pacifique. Elle avait, jusqu'à présent, été récoltée entre 55-97 et 348-360 m de profondeur.

**PENEIDAE**

**Funchalia villosa** (Bouvier, 1905)

(Fig. 13 a-e, 14 b-c)

*Hemipenaeopsis villosus* Bouvier, 1905 : 981 (en partie).

*Funchalia woodwardi* ; BOUVIER, 1907 : 952 (en partie) ; 1908 : 93 (en partie), pl. 1, fig. 7, pl. 15, fig. 3 et 19 (non fig. 1, 2, 4-18 = *F. woodwardi*), pl. 16, fig. 9-21 (non fig. 1-8 = *F. woodwardi*) ; 1922 : 13 (en partie). — LENZ et STRUNCK, 1914 : 303, pl. 16, fig. 10, pl. 17, fig. 11-19. Non JOHNSON, 1867.

*Funchalia villosa* ; BURKENROAD, 1936 : 129. — ANDERSON et LINDNER, 1945 : 303 (clé). — DALL, 1957 : 163, fig. 9 A-E. — FOXTON, 1970 : 972, fig. 7. — CROSNIER et FOREST, 1973 : 296 (clé). *Funchalia vanhoffeni* Lenz et Strunck, 1914 : 306, pl. 17, fig. 20-21 (*fide* BURKENROAD, 1936).

MATÉRIEL EXAMINÉ. — SAFARI I : st. 1 CP 01, 2 608 m : 2 ♂ 13,5 et 14,5 mm (MP-Na 6641). — Campagnes du Prince de Monaco : st. 822, 30°48' N-27°38' W, 11.7.1897 : 1 ♀ 10,0 mm (MP-Na 204) ; st. 3030, 37°10' N-11°48' W, 5.9.1910 : 1 ♂ 11,3 mm (MP-Na 205) ; st. 3033, 37°09' N-11°55' W, 6.9.1910 : 1 ♀ 11,0 mm (MP-Na 203) ; st. 3222, 30°45'40" N-25°47' W, 9.8.1912 : 1 ♂ 16,0 mm (MP-Na 206). — BIACORES : st. 74, 38°28,5' N-27°54,5' W, chalutage, 1 310-1 235 m, 15.10.1971 : 1 ♀ 17,5 mm (MP-Na 7406).

Ayant tout d'abord considéré que cette forme appartenait à un genre et une espèce nouveaux, BOUVIER a ensuite cru qu'elle était « l'état jeune » de *Funchalia woodwardi*

Johnson, 1867. En 1936, BURKENROAD montrait que deux espèces distinctes, *F. villosa* et *F. woodwardi*, existaient.

*Hemipenaeopsis villosus* a été créé par BOUVIER pour une série de trois spécimens : une femelle récoltée à la station 822 des campagnes du Prince de Monaco, une autre femelle, mutilée, récoltée à la station 1781 et un mâle récolté à la station 1856.

Si la première femelle, conservée au Muséum national d'Histoire naturelle, à Paris, sous le n° Na 204, est bien une *villosa*, le mâle de la station 1856 est identifiable à *woodwardi* comme le montrent les dessins que BOUVIER (1908, pl. 15, fig. 1, 2, 4-18, pl. 16, fig. 1-8) en a publié. La femelle de la station 1781 semble avoir disparu, mais BOUVIER (1908 : 96) mentionne qu'elle était dépourvue d'épine hépatique ce qui la rattache à *villosa*.

Aucun type n'ayant jamais été désigné pour *villosa*, nous désignons comme lectotype la femelle déposée au Muséum national d'Histoire naturelle sous le numéro Na 204.

Nos exemplaires, récoltés dans le sud de l'océan Indien, ont été comparés aux descrip-

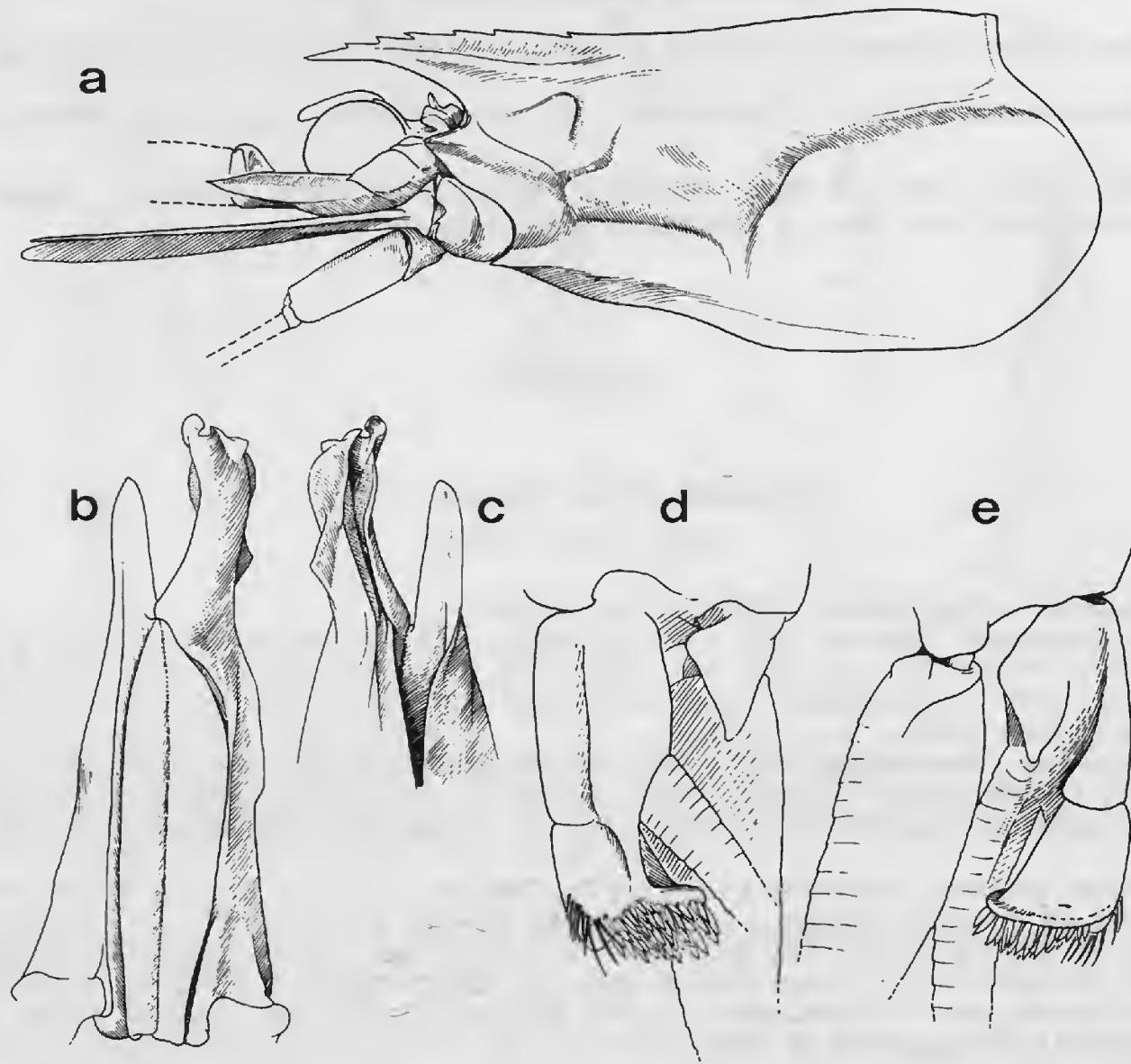


FIG. 13. — *Funchalia villosa* (Bouvier, 1905) : a-e, ♂ 14,5 mm, SAFARI I, st. 1 CP 01, 2 608 m (MP-Na 6641) : a, partie antérieure du corps, vue latérale ; b-c, pétasma, vues antérieure et postérieure ; d-e, appendix masculina droit, vues latérale interne et antérieure.

tions, en particulier à celle détaillée de BURKENROAD, et aux quatre spécimens de BOUVIER déposés au Muséum national d'Histoire naturelle, et nous n'avons pas de doute quant à leur identité.

*Funchalia villosa* était connue de l'Atlantique où un grand nombre d'exemplaires en ont été capturés et a été signalée par DALL (1957) dans le Pacifique occidental au voisinage de l'île Lord Howe ( $31^{\circ}28' S$ - $159^{\circ}09' E$ ), ce qui confirme la présence de cette espèce dans le Pacifique Sud où elle était supposée exister d'après l'examen de larves (BURKENROAD, 1936). C'est la première fois, à notre connaissance, que *villosa* est récoltée dans l'océan Indien.

FOXTON (1970) a étudié les migrations verticales de cette espèce et a trouvé, dans l'Atlantique, que durant le jour elle est répartie entre 350 et 700 m avec un maximum de concentration vers 450 m, tandis que de nuit c'est vers 50 m que les meilleures captures sont effectuées, des spécimens pouvant même être alors trouvés très près de la surface.

### ***Funchalia taanangi* Burkenroad, 1940**

(Fig. 14 d-e)

*Funchalia taanangi* Burkenroad, 1940 : 36. — MONOD, 1972 : 8. — GRIPPA, 1976 : 9 (cité).

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Madagascar,  $22^{\circ}07' S$ - $43^{\circ}05' E$ , chalutage, 600 m. N.O. « FAO 60 » coll., 26.10.1973 : 1 ♀ 19,2 mm (MP-Na 7405).

En 1940, BURKENROAD a publié, sans aucun dessin, la description préliminaire de *Funchalia taanangi*, espèce dont l'holotype a été capturé dans l'océan Indien, au voisinage de l'équateur ( $1^{\circ}06' N$ - $62^{\circ}25' E$ ), et qui est, d'après son auteur, très proche de *villosa*. Aucune description détaillée de cette espèce n'a été donnée par la suite et les spécimens ayant servi à l'établir semblent avoir disparu.

Les caractères séparant cette espèce de *villosa* sont au nombre de quatre, d'après BURKENROAD qui les énumère ainsi :

— « frontal margin ventral to pterygostomian spine slopes posteriorly, as in young juveniles of *F. villosa*, instead of vertically or even anteriorly as in adults of *F. villosa* ;

— chela of third leg from 4.3 mm long at a carapace length of 9 mm to 4.5 mm long at a carapace length of 16 mm, as compared with lengths of 3 and 4 mm at the respective sizes in *F. villosa* ;

— petasma differs from that of *F. villosa* only in lacking a small projection from the middle of the lateral edge of the free, distal part of the larger endopod ;

— thelycum differs from that of *F. villosa* in having a large tooth-like rather than a very small median ridge or tubercle on sternite XIV posterior to the receptacular depression ; and in having the ridges, which form the posterior continuation of the lateral hoods bounding the posterior half of the receptacular depression, straight somewhat as in *F. woodwardi* instead of curved as in *F. villosa*. »

Si les trois derniers caractères cités sont explicites, le premier, par contre, nous paraît obscur.

Parmi nos collections, une femelle capturée à Madagascar présente un thélycum ayant tous les caractères distinctifs mentionnés par BURKENROAD pour *taanangi* (fig. 14 d-e). Le caractère le plus frappant est la très grande dent médiane qui se trouve entre les cinquièmes péréiopodes. Les hautes crêtes qui s'étendent de part et d'autre de la dépression centrale du thélycum et en arrière de celle-ci, sont droites comme l'indique BURKENROAD ; elles sont

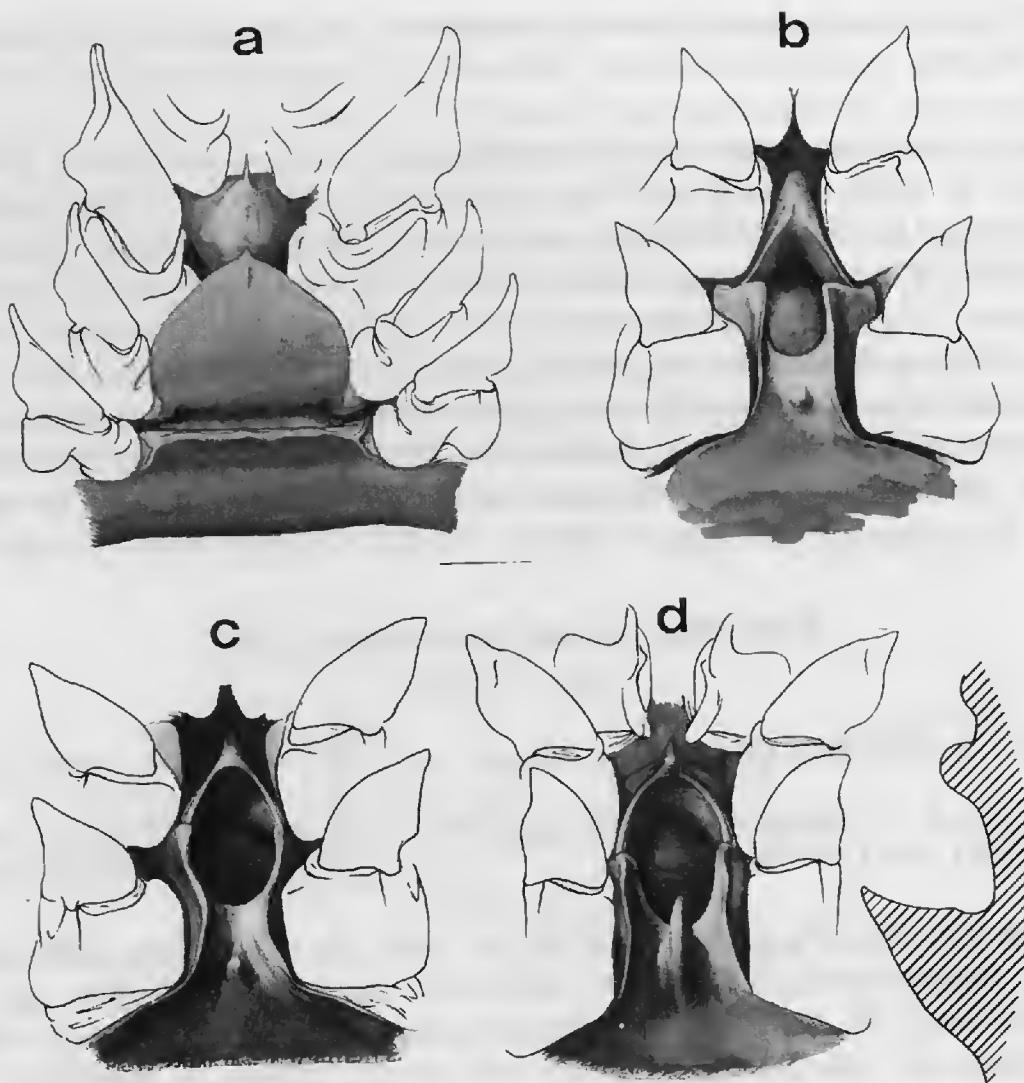


FIG. 14 a-d. — Vue ventrale des sternites thoraciques VI, VII, VIII ou VII et VIII seulement, et bases des péréiopodes : a, *Hemipenaeus spinidorsalis* Bate, 1881, ♀ 49,5 mm, SAFARI I, st. 26 CP 17, 4 987-5 025 m (MP-Na 6639). — b-c, *Funchalia villosa* (Bouvier, 1905) : b, ♀ 11,0 mm, Campagnes Prince de Monaco, st. 3033 (MP-Na 203) ; c, ♀ 17,5 mm, Campagne Biaçores, st. 74, 1310-1235 m (MP-Na 7406). — d, *Funchalia taanangi* Burkenroad, 1940, ♀ 19,2 mm, Madagascar, 600 m (MP-Na 7405).

FIG. 14 e. — Coupe longitudinale médiane des sternites thoraciques VII et VIII. *Funchalia taanangi* Burkenroad, 1940, même spécimen que pour la figure 14 d.

effectivement sinuées chez un spécimen de *villosa* de taille voisine (fig. 14 c), mais presque droites, comme chez *taanangi*, chez les petits spécimens de *villosa* (fig. 14 b).

Comme l'indique également BURKENROAD, la pince des troisièmes péréiopodes paraît plus développée chez *taanangi* que chez *villosa*. Notre femelle de *taanangi*, dont la carapace mesure 19,1 mm, a la pince des troisièmes péréiopodes qui a 5,1 mm de longueur, contre 4,1 mm chez une femelle de *villosa* dont la carapace mesure 17,5 mm.

La carapace, l'abdomen et le telson ne présentent aucune différence chez les deux espèces.

Il semble que ce soit la première fois que cette espèce soit signalée avec certitude depuis sa description (voir Addenda p. 877). Elle n'est donc encore connue que de l'océan Indien,

car rien ne permet d'affirmer que les jeunes spécimens signalés par MONOD (1972) de la Nouvelle-Calédonie, sous le nom de *Funchalia* sp., appartiennent à *taanangi* plutôt qu'à *villosa*.

### **Metapenaeopsis scotti Champion, 1973**

*Metapenaeopsis scotti* Champion, 1973 : 195, fig. 3 A, 4 A-D.

*Metapenaeopsis kuboi* Ivanov et Hassan, 1976 : 1302, fig. 4, 5 E, 6 F.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — MD 32/RÉUNION : CP 57, 210-227 m : 2 ♂ 8,6 et 12,1 mm, 4 ♀ 13,0 à 14,3 mm (MP-Na 6431) ; DS 131, 345-375 m : 1 ♂ 14,0 mm, 1 ♀ 13,6 mm (MP-Na 6445)

*M. scotti* appartient à un groupe d'espèces qui renferme en outre *philippii* (Bate, 1881), *andamanensis* (Wood Mason, 1891), *provocatoria* Racek et Dall, 1965, *kuboi* Ivanov et Hassan, 1976.

Ce groupe, malgré le travail de CHAMPION (1973), a besoin d'être révisé. Nous avons entrepris cette révision mais manquons encore actuellement de récoltes suffisamment nombreuses et dispersées géographiquement pour la mener à bien. Nous pouvons toutefois affirmer, dès à présent, que *kuboi* doit être mis en synonymie avec *scotti*. Nous avons pu examiner, au Muséum de Leyde, la femelle holotype (18,6 mm, RMNH n° 28565) et le mâle allotype (15,6 et non 16,6 mm comme l'indique CHAMPION, RMNH n° 28566) de *scotti*. Cette espèce a été l'objet de confusions car le dessin du thélycum publié par CHAMPION (1973, fig. 3 A) est inexact, les proportions de la plaque médiane n'ayant pas été respectées ; par ailleurs, cette espèce a été décrite comme ayant un pétasma sans élément distoventral. Cette « disparition » n'est qu'accidentelle, la membrane en spirale distoventrale étant venue s'enrouler autour de l'élément distoventral en le recouvrant, ceci vraisemblablement à la suite des manipulations lors de la capture.

Ceci pouvait se voir par un examen attentif mais montre bien, une fois de plus, combien il est risqué de faire une description d'après un seul spécimen.

*M. scotti* est connu de l'Afrique du Sud et du Mozambique. Nous l'avons récolté de nombreuses fois à Madagascar sur les côtes nord-ouest et ouest. Nous la signalons maintenant de La Réunion. Cette espèce vit entre 150 et 400 m de profondeur.

### **Parapenaeus murrayi Ramadan, 1938**

*Parapenaeus murrayi* Ramadan, 1938 : 74, fig. 15 a-c. — CROSNIER, 1985 : 346, fig. 12 d, 13 e-f, 14 c.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — MD 32/RÉUNION : CP 179, 450-480 m : 1 ♂ 10,2 mm ; 2 ♀ 10,0 et 13,4 mm (MP-Na 6421) ; CP 181, 300-410 m : 2 ♂ 9,7 et 10,1 mm, 9 ♀ 6,6 à 11,2 mm (MP-Na 6422).

Cette espèce a été souvent confondue avec *P. investigatoris* Alcock et Anderson, 1899. Elle est connue de l'océan Indien occidental (Afrique du Sud, Mozambique, Zanzibar, Madagascar), des Philippines et du Japon, entre 200 et 500 m de profondeur environ.

**Penaeopsis eduardoi Pérez Farfante, 1977**

*Penaeopsis eduardoi* Pérez Farfante, 1977 b : 172, fig. 1-4.

*Penaeopsis rectacuta* ; CROSNIER et JOUANNIC, 1973 : 12, pl. 3, fig. 3. Non (BATE, 1881).

MATÉRIEL EXAMINÉ. — *MD 32/RÉUNION* : st. CP 60, 460-490 m : 1 ♀ 30,1 mm (MP-Na 6426).

Cette espèce était connue du Japon, des Fidji, des Philippines et de l'Indonésie entre 289 et 570 m de profondeur. C'est la première fois qu'elle est signalée dans l'océan Indien occidental. Nous l'avons également trouvée à Madagascar où nous l'avons identifiée, à tort, à *rectacuta* (Bate, 1881).

Les spécimens de l'océan Indien occidental semblent se caractériser par un rostre particulièrement long. Celui des présents spécimens est très légèrement plus long que la carapace.

**SICYONIIDAE**

**Sicyonia fallax de Man, 1907**

*Sicyonia fallax* ; DE MAN, 1911 : 115 ; 1913, pl. 9, fig. 38, 38 a-c.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — *BENTHEDI* : st. 103 F, 670-150 m : 1 ♀ 6,5 mm (MP-Na 6456). — *SIBOGA EXP.* : st. 105, 6°8' N-121°19' E, mer de Sulu, 275 m, 4.7.1899 : 1 ♀ holotype (Zoologisch Mus. Amsterdam).

La comparaison de notre spécimen au type de *fallax* ne nous a pas permis de trouver de différences significatives. Notre identification paraît donc justifiée.

**Remerciements**

Les Dr. A. GUILLE, du Muséum national d'Histoire naturelle, responsable de la campagne *MD 32/RÉUNION*, C. MONNIOT, également du Muséum national d'Histoire naturelle, responsable de la partie biologique des campagnes SAFARI, et B. THOMASSIN, de la Station marine d'Endoume, responsable de la campagne BENTHEDI, m'ont confié le matériel étudié ici.

M. M. SEGONZAC, directeur du Centre national de Tri d'Océanographie biologique (CENTOB Brest), a assuré le tri du matériel récolté lors des campagnes SAFARI et BENTHEDI.

Le Dr. R. W. INGLE et Miss Ann GURNEY nous ont reçu avec leur cordialité et leur efficacité coutumières lorsque nous avons été au British Museum pour examiner divers spécimens. Les Dr. C. CARPINE, du Musée Océanographique de Monaco, R. B. MANNING, de l'U.S. National Museum of Natural History, D. PLATVOET, du Zoologisch Museum d'Amsterdam, E. WILLASSEN, du Zoologisk Museum de Bergen, et M<sup>me</sup> M. G. VAN DER MERWE, du South African Museum, ont accepté de nous adresser en prêt des types déposés dans leurs Muséums. Le Dr. I. PÉREZ FARFANTE, de l'U.S. Museum of Natural History, a bien voulu comparer certains de nos exemplaires au type d'*Haliporus thetis* et rechercher divers spécimens à notre intention.

Le Pr. J. FOREST, du Muséum national d'Histoire naturelle, a bien voulu relire notre manuscrit.  
M. M. GAILLARD, également du Muséum national d'Histoire naturelle, a exécuté tous les dessins illustrant cette note avec le talent qu'on lui connaît.

A tous, nous adressons nos remerciements.

### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALCOCK, A., 1901. — A descriptive catalogue of the Indian deep-sea Decapoda Macrura and Anomala in the Indian Museum. Being a revised account of the deep-sea species collected by the royal indian marine survey ship « Investigator ». Calcutta, IV + 286 p., 3 pl.
- ALCOCK, A., et A. R. S. ANDERSON, 1899. — An account of the deep-sea Crustacea dredged during the surveying-season of 1897-98. Natural history notes from H. M. royal indian marine survey ship « Investigator », commander T. H. Heming, R. N., commanding. Ser. III, n° 2. *Ann. Mag. nat. Hist.*, (7), 3 : 1-27, 278-292.
- ANDERSON, W. W., et M. J. LINDNER, 1945. — A provisional key to the shrimps of the family Penaeidae with especial reference to american forms. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 73 : 284-319.
- BATE, C. S., 1881. — On the Penaeida. *Ann. Mag. nat. Hist.*, (5), 8 : 169-196, pl. 11-12.
- 1888. — Report on the Crustacea Macrura collected by H. M. S. « Challenger » during the years 1873-76. *Rep. Voy. Challenger*, Zool., 24 : xc + 942 p., 76 fig., 150 pl.
- BOUVIER, E. L., 1905. — Sur les Pénéides et les Sténopides recueillis par les expéditions françaises et monégasques dans l'Atlantique oriental. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, 140 : 980-983.
- 1907. — Sur la position zoologique, les affinités et le développement des Pénéides du genre *Funchalia* Johnson. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, 144 : 951-954.
- 1908. — Crustacés Décapodes (Pénéides) provenant des campagnes de l'« Hirondelle » et de la « Princesse Alice » (1886-1907). *Résult. Camp. scient. Prince Albert I*, 33 : 1-122, pl. 1-16.
- BURKENROAD, M. D., 1936. — The Aristaeinae, Solenocerinae and pelagic Penaeinae of the Bingham Oceanographic Collection. *Bull. Bingham oceanogr. Coll.*, 5 (2) : 1-151, fig. 1-71.
- 1940. — Preliminary descriptions of twenty-one new species of pelagic Penaeidea (Crustacea Decapoda) from the Danish Oceanographical Expeditions. *Ann. Mag. nat. Hist.*, (11), 6 : 35-54.
- CALMAN, W. T., 1925. — On Macrurous Decapod Crustacea collected in South African waters by the S. S. « Pickle » with a note on specimens of the genus *Sergestes* by H. J. Hansen. *S. Afr. Fish. mar. biol. Survey Rep.*, 4 (3) : 1-26, pl. 1-4.
- CHAMPION, H. F. B., 1973. — New records of Penaeid prawns from the east coast of Southern Africa with notes on *Penaeus marginatus* Randall and a new species of *Metapenaeopsis*. *Crustaceana*, 25 (2) : 181-203, fig. 1-4.
- CROSNIER, A., 1978. — Crustacés Décapodes Pénéides Aristeidae (Benthescycmina, Aristeinae, Solenocerinae). *Faune Madagascar*, 46 : 1-197, fig. 1-63, tabl. 1-22.
- 1985. — Crustacés Décapodes : Penaeidae. Les espèces indo-ouest-pacifiques du genre *Parapenaeus*. In : Rés. Campagnes MUSORSTOM, 2, 9. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 133 : 303-353, fig. 1-14.
- CROSNIER, A., et J. FOREST, 1973. — Les crevettes profondes de l'Atlantique tropical. *Faune tropicale*, XIX, ORSTOM : 1-410, fig. 1-121.
- CROSNIER, A., et C. JOUANNIC, 1973. — Note d'information sur les prospections de la pente continentale malgache effectuées par le N. O. Vauban. Bathymétrie — Sédimentologie — Pêche au chalut. *Doc. scient. Cent. ORSTOM Nosy Bé*, 42 : 1-18, 1 fig., 5 pl. h.-t., 2 tabl., 8 cartes h.-t.
- DALL, W., 1957. — A revision of the australian species of Penaeinae (Crustacea Decapoda : Penaeidae). *Aust. J. mar. Freshw. Res.*, 8 (2) : 136-230, fig. 1-30.

- FAXON, W., 1893. — Preliminary descriptions of new species of Crustacea. Reports on the dredging operations off the West Coast of Central America to the Galapagos, to the West Coast of Mexico, and in the Gulf of California, in charge of Alexander Agassiz, carried on by the U. S. fish commission steamer « Albatross » during 1891. VI. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, 24 : 149-220.
- 1895. — The stalk-eyed Crustacea. Reports on an exploration off the West Coasts of Mexico, Central and South America, and off the Galapagos Islands in charge of Alexander Agassiz, by the U. S. Fish commission steamer « Albatross », during 1891, Lieut. Commander Z. L. Tanner, U. S. N., commanding. *Mem. Mus. comp. Zool. Harv.*, 18 : 1-292, fig. 1-6, pl. A-K, 1-57, 1 carte.
- FOXTON, P., 1970. — The vertical distribution of pelagic decapods (Crustacea Natantia) collected on the Sond cruise 1965. II. The Penaeidea and general discussion. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 50 : 961-1000, fig. 1-15.
- GRIPPA, G., 1976. — *Funchalia woodwardi* Johnson, 1867 nelle acque di Sicilia, con osservazioni sul genere. *Atti Soc. ital. Sci. nat.*, 117 (4-4) : 117-136, fig. 1-3, pl. 6.
- IVANOV, B. G., et A. M. HASSAN, 1976. — On the shrimps of genera *Parapenaeopsis*, *Trachypenaeus*, *Metapenaeopsis* (Crustacea, Decapoda, Penaeidae) of the Western Indian Ocean. *Zool. Zh.*, 55 (9) : 1299-1307, fig. 1-6. (En russe).
- JOHNSON, J. Y., 1867. — Description of a new genus and a new species of Macrurous Decapod Crustaceans, belonging to the Penaeidae, discovered at Madeira. *Proc. zool. Soc. Lond.*, année 1867 : 895-901.
- KEMP, S. W., 1909. — The Decapods of the genus *Gennadas* collected by H. M. S. « Challenger ». *Proc. zool. Soc., Lond.*, année 1909 : 718-730, pl. 73-75.
- 1910. — Notes on Decapoda in the Indian Museum. I. The species of *Gennadas*. *Rec. Indian Mus.*, 5 : 171-181, pl. 13-14.
- KENSLEY, B. F., 1971. — The genus *Gennadas* in the waters around Southern Africa. *Ann. S. Afr. Mus.*, 57 (12) : 271-294, fig. 1-13.
- 1977. — The South African Museum's Meiring Naude Cruises. Part 5. Crustacea, Decapoda, Reptantia and Natantia. *Ann. S. Afr. Mus.*, 72 (2) : 13-44, fig. 1-16.
- KRYGIER, E. E., et R. A. WASMER, 1975. — Description and biology of new species of pelagic penaeid shrimp, *Bentheogennema burkenroadi* from the northeastern Pacific. *Fish. Bull.*, 73 (4) : 737-746, fig. 1-6.
- KUBO, I., 1949. — Studies on the Penaeids of Japan and its adjacent waters. *J. Tokyo Coll. Fish.*, 36 (1) : 1-467, fig. 1-160.
- LENZ, H., et K. STRUNCK, 1914. — Die Dekapoden der Deutschen Südpolar-Expedition 1901-1903. I. Brachyuren und Macruren mit Ausschluss der Sergestiden. *Dt. Südpol.-Exped.*, 15 (Zool. 7) : 257-345, fig. 1-5, pl. 12-22.
- MACGILCHRIST, A. C., 1905. — Natural History Notes from the R.I.M.S. « Investigator », Capt. T. H. Heming, R. N. (retired), commanding. — Series III, n° 6. An account of the new and some of the rarer Decapod Crustacea obtained during the Surveying Seasons 1901-1904. *Ann. Mag. nat. Hist.*, (7), 15 : 233-268.
- MAN, J. G. DE, 1907. — Diagnoses of new species of macrurous Decapod Crustacea from the « Siboga Expedition ». II. *Notes Leyden Mus.*, 29 : 127-147.
- 1911. — Family Penaeidae. The Decapoda of the Siboga Expedition. Part I. *Siboga Exped.*, Monogr. 39a : 1-131.
- 1913. — Family Penaeidae. The Decapoda of the Siboga Expedition. Part I. *Siboga Exped.*, Suppl., Monogr. 39a, pl. 1-10.
- MONOD, Th., 1972. — Sur quatre Crevettes du Pacifique Sud. *Cah. Pacif.*, (16) : 7-29, fig. 1-87.

- PÉREZ FARFANTE, I., 1973. — Morphological study of diagnostic characters in western Atlantic *Hepomadus* (Crustacea, Decapoda, Penaeidae). *Fish. Bull.*, 71 (2) : 441-453, fig. 1-10.
- 1977a. — American Solenocerid shrimps of the genera *Hymenopenaeus*, *Haliporoides*, *Pleoticus*, *Hadropenaeus* new genus and *Mesopenaeus* new genus. *Fish. Bull.*, 75 (2) : 261-346, fig. 1-63.
- 1977b. — *Penaeopsis eduardoi*, a new species of shrimp (Crustacea : Penaeidae) from the Indo-West Pacific. *Proc. biol. Soc. Wash.*, 90 (1) : 172-182, fig. 1-4.
- RAMADAN, M. M., 1938. — Crustacea : Penaeidae. *John Murray Exped. 1933-1934, scient. Rep.*, 5 (3) : 35-76, fig. 1-15.
- RATHBUN, M. J., 1906. — The Brachyura and Macrura of the Hawaiian Islands. *Bull. U. S. Fish Commn.*, 23 (3) : 827-930, fig. 1-79, pl. 1-24.
- RISSO, A., 1816. — Histoire naturelle des Crustacés des environs de Nice : 1-175, pl. 1-3.
- 1827. — Histoire naturelle des principales productions de l'Europe méridionale et particulièrement de celles des environs de Nice et des Alpes-Maritimes, 5 : i-viii + 1-403, pl. 1-10, fig. 1-62.
- ROBERTS, T. W., et W. E. PEQUEGNAT, 1970. — Deep-water Decapod shrimps of the family Penaeidae. *Texas A. & M. Univ. oceanogr. Stud. I. Contrib. Biol. Gulf of Mexico*, 3 : 21-57, fig. 3-1 — 3-3.
- SCHMITT, W. L., 1921. — The marine Decapod Crustacea of California with special reference to the Decapod Crustacea collected by the United States Bureau of Fisheries Steamer « Albatross » in connection with the biological survey of San Francisco Bay during the years 1912-1913. *Univ. Calif. Publs Zool.*, 23 : 1-470, fig. 1-165, pl. 1-50.
- SMITH, S. I., 1884. — Report on the Decapod Crustacea of the « Albatross » dredging off the east coast of the United States in 1883. *Rep. U. S. Commnr. Fish.*, 10 : 345-426, pl. 1-10.
- STEBBING, T. R. R., 1915. — South African Crustacea (Part. VIII). *Ann. S. Afr. Mus.*, 15 : 57-104, pl. 13-25.
- SUND, O., 1920. — Peneides and Stenopides. *Rep. scient. Results Michael Sars N. Atlant. deep Sea Exped.*, 3 (7) : 1-36, fig. 1-49, pl. 1-2, cartes.
- DIRMIZI, N. M., 1960. — Crustacea : Penaeidae. Part. II. Series Benthesicymae. *John Murray Exped. 1933-34, scient. Rep.*, 10 (7) : 319-383, fig. 1-96, 1 carte.
- WOOD MASON, J., 1891. — Phylum Appendiculata. Branch Arthropoda. Class Crustacea. In : J. WOOD MASON et A. ALCOCK (ed.), Natural history notes from H. M. Indian marine survey steamer « Investigator », commander R. F. Hoskyn, R. N., commanding. — Series II, n° 1. On the results of deep-sea dredging during the season 1890-91. *Ann. Mag. nat. Hist.*, (6) 8 : 269-286, 353-362.
- WOOD MASON, J., et A. ALCOCK, 1891. — Natural history notes from H. M. Indian marine survey steamer « Investigator », commander R. F. Hoskyn, commanding. N° 21. Note on the results of the last season's deep-sea dredging. *Ann. Mag. nat. Hist.*, (6), 7 : 186-202, fig. 4.

#### ADDENDA

Notre article étant sous presse, nous avons eu connaissance du travail de K. I. HAYASHI, publié en 1983 [Prawns, Shrimps and Lobsters from Japan (9). Family Penaeidae. Genera *Atypopenaeus* and *Funchalia*. *Aquabiology*, 24 (vol. 5, n° 1) : 32-35, fig. 42-46. En japonais]. Cet auteur indique la présence de *F. taanungi* au Japon et publie des dessins de cette espèce et en particulier du thélycum.



# Nouveaux critères de reconnaissance des concentrations de microvertébrés d'après l'étude des pelotes de chouettes du Botswana (Afrique australe)

par Christiane DENYS

**Résumé.** — L'analyse des nombreux travaux récents consacrés à la taphonomie des assemblages de microvertébrés permet de dégager dans ce travail les bases d'une méthodologie nouvelle d'étude des concentrations de microvertébrés actuels. Le traitement des aspects « représentation » et « fragmentation » des éléments squelettiques conservés a été repris et amélioré par l'intermédiaire de l'étude d'un ensemble de pelotes de rapaces nocturnes du Botswana. Il a abouti à la conclusion que cet assemblage provient d'une chouette de taille moyenne (*Tyto alba* ou *T. capensis*) et à la définition de critères quantitatifs nouveaux permettant de mieux définir l'origine et le type d'une concentration. Pour la première fois, l'abrasion des surfaces osseuses a été traitée en détail grâce à l'examen au MEB des os tirés des pelotes du Botswana, mais également de ceux provenant d'un gisement d'origine fluviatile et ayant subi un transport prolongé dans l'eau, ainsi que d'éléments osseux frais actuels ayant fait l'objet d'altérations artificielles (cassures volontaires, striations par instruments métalliques...). Ces travaux fournissent ainsi des critères supplémentaires d'ordre qualitatif venant s'ajouter aux précédents, obtenus en suivant cette méthode originale. Ils montrent également qu'une bonne connaissance des phénomènes actuels de concentration et d'altération est indispensable avant d'aborder l'étude des origines des concentrations de microvertébrés fossiles.

**Abstract.** — The analysis of the previous numerous articles devoted to the taphonomical study of microvertebrate assemblages during the last years allows in the present work to draw the basis of a new methodology of study of modern microvertebrate concentrations. The treatment of the representation and fragmentation of preserved skeletal elements has been reexamined and improved through the study of a set of regurgitated pellets from Botswana. It has resulted in the conclusion that this assemblage issued from a regurgitation pellet of a middle-sized owl (*Tyto alba* or *T. capensis*) and in the definition of new quantitative criteria allowing a better definition of the origin and the type of a microvertebrate concentration. For the first time the abrasion of bone surfaces has been observed in detail by means of SEM examinations. Through this method bones extracted from the Botswana pellets but also from fluvial assemblages as well as experimentally altered ones (intentional breakages, striation with metallic instruments) have been examined. This work brings additional qualitative criteria. This work also demonstrates that a good knowledge of modern phenomena is indispensable before discussing the taphonomical origins of fossil microvertebrate concentrations.

C. DENYS, Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés, Université Pierre et Marie Curie, 4, place Jussieu,  
F 75230 Paris cedex 05.

## INTRODUCTION

La mort d'un animal isolé est généralement un événement trop ponctuel pour être enregistré par la fossilisation. Il est maintenant bien connu que pour aboutir à la formation d'un gisement fossilifère, deux types fondamentaux de mécanismes interviennent : l'un pour regrouper les individus pendant et/ou après leur mort (processus de concentration primaire ou/et secondaire) ; l'autre qui biaise les accumulations avant, pendant ou après l'enfouissement (processus d'altération). Ces mécanismes de concentration et d'altération peuvent agir à plusieurs reprises lors de la formation d'un assemblage fossilifère et contribuent à les rendre souvent peu représentatifs de la biocénose originelle.

Afin d'analyser en détails ces processus, de nombreux travaux utilisant des approches originales ont été menés. Outre le fait qu'ils ont permis de définir les différents modes d'accumulations, ils apportent des éléments nouveaux pour l'interprétation des assemblages fossiles. Mais ces travaux ont, dans l'ensemble, porté sur l'étude des concentrations actuelles de macrovertébrés. En effet, très peu d'auteurs se sont penchés sur l'analyse des assemblages de microvertébrés et les études portant sur ce matériel sont restées jusqu'ici ponctuelles, non exhaustives, non comparatives, et n'ont fait qu'appliquer les méthodologies mises en place pour l'étude des concentrations de macrovertébrés.

Bien que les assemblages de microvertébrés soient moins faciles à découvrir en raison de la petite taille des éléments, il semble néanmoins que les processus les plus courants qui conduisent à leur concentration permettent d'obtenir, au contraire des grands mammifères, des accumulations d'un très grand nombre d'individus sur les lieux mêmes où ils ont vécu. Ceci permet donc de travailler avec des échantillons statistiques et de procéder à des études quantitatives poussées. La petite taille des microvertébrés permet d'utiliser pleinement le microscope électronique à balayage (MEB) pour l'observation directe des os dans leur intégralité.

Les rongeurs sont, à la différence des autres herbivores et de leurs prédateurs les carnivores, des animaux sédentaires. Ils sont donc plus étroitement inféodés à leur milieu et à ce titre constituent de très bons indicateurs de l'environnement d'une région donnée (DELANY & HAPPOLD, 1979 ; JAEGER, 1979). Au cours de ces dernières années, l'intensification de la prospection des gisements à microfossiles et l'utilisation systématique du tamisage ont permis d'obtenir des collections de matériel très abondant et très complet (dents, mais surtout crânes et squelettes post-crâniens) utilisables pour ce type d'étude.

Les différentes méthodes d'étude exposées dans ce travail ont tout d'abord été appliquées à l'étude d'un lot de pelotes de régurgitation d'un rapace nocturne du Botswana (Afrique australe), récoltées au même endroit. A partir de ce matériel, on a tenté de trouver de nouveaux critères de reconnaissance des principaux types de concentration de microvertébrés et de fournir une méthodologie générale d'étude des concentrations de petits vertébrés. Dans la mesure où les résultats ainsi obtenus auront été probants, on pourra envisager d'appliquer cette méthode à la reconnaissance de l'origine des accumulations de gisements de microfossiles pour lesquels on dispose à présent d'une bonne documentation (Laetoli, Olduvai en Tanzanie et Tighennif en Algérie).

## I. DÉFINITION DES PRINCIPAUX TYPES DE CONCENTRATION DE MICROVERTÉBRÉS

Différentes étapes sont nécessaires pour aboutir à la formation d'un gisement fossilière. Selon le mode de concentration, d'enfouissement et/ou d'altération, plusieurs grands types d'assemblages ont été définis (fig. 1).

Un premier type de concentration primaire a été signalé par SHIPMAN (1975) ; il s'agit de mort en masse d'individus causée par des catastrophes naturelles comme une sécheresse prolongée ou une inondation violente (MISONNE & VERSCHUREN, 1966). Nous proposons ici le terme de **catastrophocoénose**. Un deuxième type correspond à des collections d'ossements apportées dans leur antre par les charognards comme la hyène (SUTTCLIFFE, 1970) ou dans leur terrier par un « rongeur » d'os comme le porc-épic (BRAIN, 1967, 1980), voire par les fourmis comme l'ont montré SHIPMAN & WALKER (1980). Nous le désignerons par le terme **nécrocoénose**. Il est vraisemblable que ces deux types d'accumulations jouent un rôle mineur dans la formation des gisements fossilières, du moins ceux de microvertébrés. Ceci n'est pas le cas des concentrations primaires d'origine organique liées à la prédation (**coprocoénose**, MELLETT, 1974) qui comprennent les assemblages de pelotes de régurgitation de rapaces nocturnes et diurnes, et les accumulations de déjections de petits carnivores.

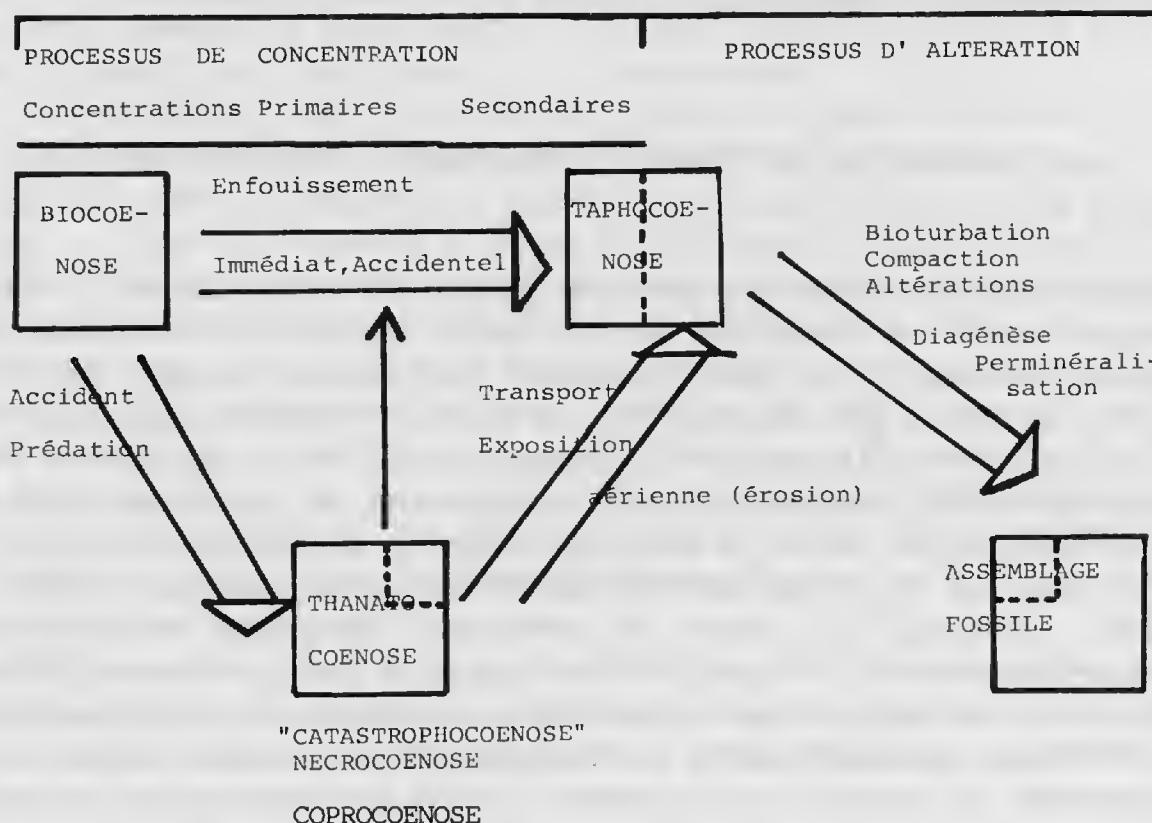


FIG. 1. — Résumé des différentes étapes d'altération et de concentration conduisant à la formation de gisements fossilières et montrant les différentes possibilités de réduction de l'assemblage initial. D'après BEHRENSMEYER (1975), adapté de CLARK *et al.* (1967).

Les différents types de coprocœnoses sont donc définis en fonction du prédateur responsable de l'accumulation. Les caractéristiques des coprocœnoses de rapaces diurnes (MAHYEW, 1977 ; KORTH, 1979), de mammifères carnivores (KORTH, 1979 ; ANDREW & NESBIT-EVANS, 1983) et de crocodiles (FISCHER, 1981 *a* et *b*) sont assez mal connues car les restes osseux très fragmentés et corrodés sont difficilement identifiables et les coprolithes n'ont pas fait jusqu'à présent l'objet de collectes systématiques. Par contre, il semble désormais acquis que la majorité des accumulations de micromammifères provient de coprocœnoses de rapaces nocturnes. Ceci a été démontré pour les grottes d'Afrique du Sud (AVERY, 1982) et de nombreux gisements pléistocènes d'Europe (CHALINE & MEIN, 1979).

Dans la catégorie des concentrations secondaires entrent tous les types d'accumulations primaires ayant fait l'objet d'un remaniement mécanique ou chimique, soit par un transport passif par l'eau (sédimentocœnose, BEHRENSMEYER, 1975 ; VOORHIES, 1969 ; DODSON, 1973 ; KORTH, 1979), soit par une succession d'altérations (HILL, 1980 ; BEHRENSMEYER, 1975, 1978 ; BEHRENSMEYER & DECHANT BOAZ, 1980). Les différents types d'altérations introduisent des biais venant fausser la composition initiale des assemblages. Parmi ceux-ci les biais introduits par la structure de la biocœnose ont été décrits par WESTERN (1980) ainsi que les phénomènes liés à la décomposition des carcasses (PAYNE, 1965), à leur désarticulation (HILL, 1980), ou aux dommages causés par l'érosion aérienne en milieu aride (BEHRENSMEYER, 1978 ; BEHRENSMEYER & DECHANT BOAZ, 1980). Après l'enfouissement, les accumulations prennent le nom de taphocœnose. Celles-ci peuvent résulter de l'enfouissement immédiat accidentel de la biocœnose, de la coprocœnose ou de tout autre taphocœnose (sédimentocœnose, nécrocœnose...). Elles peuvent également résulter de l'enfouissement tardif d'une ou plusieurs thanatocœnoses remaniées provenant de biocœnoses différentes.

## II. MÉTHODE D'ÉTUDE : TRAVAUX ANTÉRIEURS

Après avoir défini les différentes catégories possibles de concentrations et d'altérations des assemblages actuels, les auteurs ont tenté de mettre au point des méthodes spécifiques d'étude fondées notamment sur l'expérimentation. Les travaux les plus anciens se sont d'abord portés sur l'étude des sédimentocœnoses et plus particulièrement celles de macrovertébrés (VOORHIES, 1969 ; DODSON, 1973 ; BEHRENSMEYER, 1975). Ces auteurs ont expérimentalement déterminé la vitesse de chute des os transportés par un courant d'eau artificiel, et le potentiel de migration des os, et défini des classes de répartition. Ce n'est qu'en 1979 que KORTH a repris ces travaux et appliqué la méthodologie aux microvertébrés.

Si l'étude systématique du contenu des pelotes de régurgitation est employée depuis longtemps pour connaître la liste faunique d'une région, ce n'est que depuis 1979 que DODSON & WEXLAR ont mis au point sur du matériel provenant du zoo de Philadelphie (USA) une méthode d'étude rationnelle de la représentation et de la fragmentation des résidus osseux. Récemment, ces travaux se sont étendus à l'étude des coprocœnoses de petits carnivores (ANDREWS & NESBIT-EVANS, 1983), tandis que l'on s'intéresse de plus en plus aux phénomènes d'altération par exposition aérienne (érosion, décomposition des charognes : HILL, 1980 ; PAYNE, 1965 ; BEHRENSMEYER, 1978) ou liés à l'enfouissement (BEHRENSMEYER,

1975). WESTERN (1980) a abordé pour la première fois les problèmes de reconnaissance des biais de concentration liés à la structure propre des populations et de chaque individu.

Ces premiers travaux ont utilisé une approche actualiste fondée sur l'expérimentation et l'étude des phénomènes actuels. Ils ont permis de mettre au point des méthodes que ces auteurs ont appliquées à l'étude des gisements de vertébrés fossiles. Cependant, ces analyses sont restées très ponctuelles et n'ont pas abordé tous les aspects, notamment l'abrasion des os provenant de sédimentocénoses ou coprocénoses. Ils ont cherché à quantifier certains paramètres mais sans leur donner une signification statistique et sans vraiment les employer comme critères de reconnaissance lors de l'application aux assemblages fossiles, le matériel n'étant pas toujours suffisamment abondant. Ces auteurs n'ont également pas cherché à simuler les processus de digestion. Or ces trois derniers points semblent désormais fondamentaux pour fournir des critères nouveaux de définition des modes de concentration de microvertébrés dans les gisements fossilifères. Outre l'application des méthodologies développées pour l'étude des coprocénoses et sédimentocénoses, l'accent a donc été porté sur la définition de nouveaux critères tant qualitatifs que quantitatifs.

### III. EXEMPLE : L'ÉTUDE D'UNE CONCENTRATION DE PELOTES D'UN RAPACE NOCTURNE DU BOTSWANA

Les nouveaux critères recherchés ne peuvent être définis qu'à partir du choix d'assemblages actuels contenant un grand nombre d'os, dont l'état de conservation devra être suffisant pour permettre leur détermination, et correspondant à un type d'accumulation fréquent. Il est maintenant bien établi que les pelotes de rapaces nocturnes satisfont à ces diverses conditions. Les futures applications envisagées [étude des assemblages de microfossiles de Laetoli, Olduvai (Tanzanie) et Tighennif (Algérie)] portant sur des gisements situés en Afrique, la région du Botswana (Afrique du Sud) semble très bien adaptée à cette étude préliminaire. C'est dans cette perspective que, dans un premier temps, les méthodes mises au point par DODSON & WEXLAR (1979) ont été appliquées à l'étude d'un ensemble de cinquante-trois pelotes de régurgitation d'un rapace nocturne provenant des marécages de la région d'Okavango, au nord du Botswana (Afrique du Sud), collectées par le Dr Vre R. SEITRE et conservées au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris (Zoologie, Mammifères). Ces observations ont été complétées par une étude au MEB de l'abrasion des surfaces d'ossements provenant de ces pelotes ainsi que de pelotes de régurgitation récoltées en France dans la région de Caen. Ces échantillons ont ensuite été comparés à des témoins osseux frais n'ayant subi aucun traitement.

En regroupant ces divers moyens d'investigation pour l'étude précise d'un type de coprocénose, on peut ainsi espérer en obtenir une meilleure définition et des critères qualitatifs et quantitatifs directement utilisables pour la reconnaissance des accumulations de fossiles.

## A — DÉFINITION, MODE DE FORMATION DES PELOTES

Il est bien connu que les rapaces, et notamment les rapaces nocturnes, avalent leurs proies entières et régurgitent os et poils agglomérés par du mucus sous forme de boulettes ovoïdes, de taille proportionnelle à celle du tube digestif du rapace : ce sont les pelotes de régurgitation. Celles-ci mesurent en moyenne  $45 \times 25$  mm pour l'effraie (*Tyto alba*) et  $50 \times 25$  mm pour *Tyto capensis* (VERNON, 1972). Elles s'accumulent en grande majorité sous les arbres et au pied des falaises où ces oiseaux se reposent pendant le jour. La formation des pelotes a fait l'objet de rares études : WILSON & NIOSI (1961), CHITTY (1938) ainsi que GRIMM & WHITEHOUSE (1963) ont constaté par cinéradiographie qu'une pelote de *Tyto alba* se forme à peu près en six heures après l'ingestion de la proie, grâce à des mouvements péristaltiques liés à des contractions de l'estomac musculaire (gésier). Les éléments nutritifs attaqués par les acides stomachaux passent dans la portion proximale de l'intestin grêle, alors que les parties non assimilables (poils, chitine, os) restées dans l'estomac sont expulsées très rapidement. Certains auteurs ont observé un résidu de matériel osseux au fond de l'estomac après régurgitation de la pelote.

## B — COMPOSITION DES PELOTES

### 1. Travaux antérieurs

Initialement, de nombreux auteurs, dont AVERY (1982), DAVIES (1959, 1968), NEL & NOLTE (1965), VERNON (1972), se sont surtout intéressés à la composition taxonomique des pelotes de régurgitation comme aide à l'inventaire des listes fauniques de différentes régions d'Afrique du Sud. Certes, c'est là un des intérêts premiers de l'étude des pelotes, mais la capture par piégeage ou le développement des collectes systématiques des rongeurs d'une région ont montré que les listes dressées à partir des pelotes étaient loin d'être exhaustives et ne renseignaient guère sur le rapace prédateur.

Il a été montré en Afrique du Sud que les pelotes de régurgitation contiennent en général 75 % de restes de rongeurs. Les oiseaux, rongeurs et insectivores (Soricidae) constituent 97 % des proies, le reste étant des arthropodes et des reptiles (VERNON, 1972). Le nombre, la taille et le poids des proies capturées varient en fonction du prédateur et de la taille de son œsophage. La limite maximale est donnée par les jeunes de la plus grosse espèce capturée. Les proies pèsent entre 10 g (*Mus minutoides*) et 80 g (*Otomys*) pour *Tyto capensis* (VERNON, 1972). *Bubo bubo* (grand-duc), les petits aigles et les busards peuvent capturer des proies de poids inférieur ou égal à 500 g, tandis que *Bubo lacteus* (grand-duc africain), les grands aigles et les faucons ont des proies de 500 g à 5 kg (VERNON, 1972).

### 2. Résultats

Il n'existe pas de méthodologie particulière pour étudier la composition des pelotes ; le nombre et la taille des proies ont été observés à propos du prédateur responsable des pelotes. Les pelotes de régurgitation du Botswana renferment en moyenne 1,75 individus chacune. On trouve au minimum un demi-individu et au maximum neuf individus par pelote, comme le tableau suivant le montre :

Nombre d'individus par pelote (NI) :	0,5	1	2	3	4	7	9
Nombre de pelotes (total : 54) (N) :	9	24	14	3	2	1	1
Pourcentage correspondant (P)							
$P = \frac{N}{54}$	16,7	44,4	25,9	5,6	3,7	1,9	1,9

Dans le cas où l'on compte plus de trois individus par pelote, il s'agit de restes de Muridés de petite taille. Lorsqu'il y a un individu entier ou incomplet celui-ci appartient au genre *Otomys* ou *Tatera*. Ce sont les plus grands animaux de cet assemblage. Enfin, quand on observe deux à trois individus par pelote, ce sont en général des animaux de taille moyenne et il y a souvent un mélange de deux familles, voire de deux ordres, avec présence d'un insectivore (tabl. I).

TABLEAU I. — Composition faunique de l'assemblage des pelotes de régurgitation du Botswana (rongeurs et insectivores). Taille et poids moyens de chaque espèce (d'après SMITHERS, 1971).

	Poids moyen (g)	Longueur moyenne corps + queue (mm)
<i>Otomys angoniensis</i>	183,5	273,5
<i>Tatera leucogaster</i>	78	275,5
<i>Dendromus melanotis</i>	8	141,5
<i>Steatomys krebsi</i>	23,9	132
<i>Steatomys parvus</i>	13	123,5
<i>Mus indutus</i>	6,75	97
<i>Mastomys natalensis</i>	58	234
<i>Crocidura bi-color</i>	5,5	105
<i>Crocidura mariquensis</i>	11,3	134

Le poids moyen des proies par pelote du Botswana est de 84,5 g variant entre 11 et 321 g. De même, la longueur moyenne « corps + queue » des individus récoltés dans une pelote est de 168,4 mm (minimum : 97 mm ; maximum : 275,5 mm). Ces poids et ces tailles moyens correspondent à 1,5 individu Muridé ou Gerbillidé capturé par pelote, ce qui coïncide avec le chiffre estimé précédemment. Ces résultats indiquent un prédateur de taille moyenne vraisemblablement *Tyto alba* ou *T. capensis*.

Les pelotes du Botswana montrent 95,3 % de rongeurs et seulement 4,7 % d'insectivores ; les oiseaux, reptiles, et insectes n'ont pas été comptés. La liste faunique est donnée dans le tableau I.

### 3. Discussion

La liste faunique des pelotes du Botswana (rongeurs et insectivores) comparée à celle d'autres ensembles provenant de divers assemblages de pelotes de régurgitation de chouettes d'Afrique du Sud (tabl. II) met en évidence la grande variété de régime alimentaire en fon-

TABLEAU II. — Composition faunique de différents assemblages de pelotes de rapaces nocturnes d'Afrique du Sud. Comparaison avec la liste faunique des rongeurs et insectivores établie par SMITHERS (1971) pour le Botswana. Les genres marqués d'un point noir sont ceux susceptibles d'être retrouvés dans les pelotes.

Inventaire actuel microfaune du Botswana (SMITHERS, 1971)	Pelotes du Kalahari (NEL & NOLTE, 1965)	Pelotes de <i>T. alba</i> du Transvaal (VERNON, 1972)	Pelotes de <i>T. alba</i> du Cap (VERNON, 1972)	Pelotes de <i>T. alba</i> du S.W. Africa (VERNON, 1972)	Pelotes du Botswana (ce travail)
<i>Elephantulus</i> •	<i>Elephantulus</i>			<i>Elephantulus</i>	
<i>Suncus</i> •		<i>Suncus</i>	<i>Suncus</i>		
<i>Crocidura</i> •	<i>Crocidura</i>	<i>Crocidura</i>			<i>Crocidura</i>
<i>Epomophorus</i>		<i>Nasilio</i>		<i>Myosorex</i>	
<i>Taphozous</i>					
<i>Tadarida</i>					
<i>Miniopterus</i>					
<i>Nycteris</i>					
<i>Rhinolophus</i>					
<i>Parotomys</i> •	<i>Parotomys</i>				
<i>Otomys</i> •		<i>Otomys</i>	<i>Otomys</i>		<i>Otomys</i>
<i>Pelomys</i> •					
<i>Acomys</i>					
<i>Lemniscomys</i> •					
<i>Rhabdomys</i> •	<i>Rhabdomys</i>	<i>Rhabdomys</i>	<i>Rhabdomys</i>	<i>Rhabdomys</i>	
<i>Zelotomys</i> •					
<i>Dasymys</i> •					
<i>Mus</i> ( <i>Nannomys</i> ) •	<i>Mus</i> ( <i>Nannomys</i> )	<i>Mus</i> ( <i>Nannomys</i> )		<i>Mus</i> ( <i>Nannomys</i> )	<i>Mus</i> ( <i>Nannomys</i> )
<i>Praomys</i> •		<i>Praomys</i>	<i>Praomys</i>		<i>Praomys</i> ( <i>Mastomys</i> )
<i>Thallomys</i> •					
<i>Aethomys</i> •		<i>Aethomys</i>	<i>Aethomys</i>	<i>Aethomys</i>	
<i>Desmodillus</i> •	<i>Desmodillus</i>			<i>Desmodillus</i>	
<i>Gerbillurus</i> •	<i>Gerbillurus</i>			<i>Gerbillurus-</i> <i>Tatera</i>	
<i>Tatera</i> •	<i>Tatera</i>	<i>Tatera</i>	<i>Tatera</i>	<i>Tatera</i>	<i>Tatera</i>
<i>Saccostomus</i> •		<i>Saccostomus</i>	<i>Saccostomus</i>		
<i>Dendromus</i> •		<i>Dendromus</i>	<i>Dendromus</i>		
<i>Steatomys</i> •		<i>Steatomys</i>	<i>Steatomys</i>		
<i>Malacothrix</i> •					
<i>Cryptomys</i> •		<i>Cryptomys</i>	<i>Cryptomys</i>		
<i>Graphiurus</i> •		<i>Graphiurus</i>			
<i>Xerus-Paraxerus</i>					
<i>Thryonomys</i>					
<i>Pedetes</i>					
<i>Hystrix</i>					
23/34	8/20	14/20	11/20	7/20	7/20

tion de la région considérée. La comparaison avec la liste faunique actuelle dressée pour le Botswana par SMITHERS (1971) montre une sous-représentation de 7 genres sur 23 susceptibles d'être trouvés dans les pelotes. Il est bien entendu que les genres trop grands ou diurnes (*Xerus-Thryonomys-Paraxerus-Pedetes-Hystrix-Acomys*) ne peuvent pas être retrouvés dans les pelotes de rapaces nocturnes de taille moyenne. L'absence de certains genres et la sous-représentation des Muridés peuvent refléter une différence d'environnement. En effet, le milieu marécageux d'Okavango présenterait une moins grande diversité d'habitats que la forêt — galerie ou la limite bush — savane à *Acacia*. Sur un total de 16 genres répertoriés par NEL & RAUTENBACH (1975) pour l'ensemble des biotopes du Kalahari, 13 sont susceptibles de se rencontrer dans des pelotes. NEL & NOLTE (1965) n'indiquent que 8 genres pour les pelotes de rapaces nocturnes de cette région. Ce nombre est, de plus, inférieur à ceux avancés par NEL & RAUTENBACH (1975) pour les différents types de milieux du Kalahari : 10 genres vivent dans la savane à *Acacia*, contre 12 dans les dunes et 9 sur les bords de rivières.

Cette analyse démontre donc de façon quantitative l'idée généralement formulée sans arguments précis qu'il existe pour les pelotes de rapaces nocturnes une sous-représentation générale du nombre de taxons par rapport à la diversité faunique générale d'une région. Ceci confirme également que les listes fauniques dressées à partir des pelotes reflètent un type particulier d'habitat et non un inventaire exhaustif de la faune d'une région.

## C — REPRÉSENTATION DES ÉLÉMENTS SQUELETTIQUES RETROUVÉS DANS LES PELOTES DE RÉGURGITATION

### 1. Travaux antérieurs

Les premières observations concernant cet aspect de la conservation des éléments retrouvés dans les pelotes avaient abouti à des idées générales portant sur le fait qu'il existait une certaine perte de matériel osseux au cours de la digestion (CHITTY, 1938 ; GRIMM & WHITEHOUSE, 1963). RACZYNSKI & RUPRECHT (1974), au cours d'expériences de nutrition de différentes espèces de chouettes, ont tenté de définir les agents responsables de la perte d'éléments squelettiques ainsi que les disparitions les plus courantes. Selon eux, il existe de deux à quatre fois plus de pertes chez les jeunes prédateurs mais également chez les proies jeunes, les uns en raison de la plus grande fragilité de leurs os, les autres en fonction du pH plus bas de leur suc gastrique. Ils constatent également que 8 % des individus ne sont pas retrouvés dans les pelotes par rapport au nombre d'individus initialement avalés par *Tyto alba* contre 34,2 % chez les autres effraies, ou 45,9 % chez les grands-ducs. Ces auteurs indiquent, en outre, que le pelvis et l'avant du crâne sont les pertes les plus fréquentes mais n'indiquent pas les pourcentages. DODSON & WEXLAR (1979) ont repris ces travaux pour trois espèces différentes de chouettes provenant de l'Académie des Sciences naturelles et du zoo de Philadelphie (USA) et se sont attachés à définir la nature et les proportions des restes osseux conservés afin de quantifier la représentation des éléments squelettiques préservés dans les assemblages de pelotes de rapaces nocturnes. Ceci permet d'obtenir une valeur précise du biais introduit par la digestion des rapaces nocturnes applicable à la reconnaissance de l'origine des accumulations fossiles. Le pourcentage de représentation (PRO) est défini selon ces auteurs comme étant le rapport suivant :

$$\text{PRO} = \frac{\text{FO}}{\text{FT} \times \text{NMI}} \times 100$$

Où FO est le nombre observé de chaque élément squelettique retrouvé dans l'assemblage des pelotes ; NMI, le nombre minimal d'individus calculé à partir de l'os le plus fréquemment rencontré ; FT, le nombre théorique de représentation de chaque élément squelettique estimé pour un individu souris. Il comprend : 1 crâne + 12 molaires + 4 incisives + 2 mandibules ; 2 fémurs, humérus, radius, ulna, tibias, fibula, pelvis, astragales, calcanéums scapula ; 1 sacrum, 20 métatarsiens et métacarpiens, 24 côtes, 56 phalanges, 54 vertèbres.

Ce pourcentage établi pour chaque os est aisément reproduit graphiquement, les profils de représentation permettant la visualisation directe des pics caractéristiques de sur- ou sous-représentation de chaque os et la comparaison au premier coup d'œil de l'allure de la courbe de chaque prédateur (tabl. III, fig. 2). Enfin, DODSON & WEXLAR (1979) ont formulé l'hypothèse qu'à chaque type de prédateur pourraient correspondre des valeurs propres des pourcentages de représentation.

TABLEAU III. — Valeurs des pourcentages de représentation des éléments squelettiques retrouvés dans des assemblages de différents types de pelotes de rapaces nocturnes (d'après KORTH, 1979 ; DODSON & WEXLAR, 1979).

NMI = nombre minimal d'individus estimé dans chaque assemblage ; pour les pelotes du Botswana il a été calculé à partir de l'os le plus abondant : le fémur.

ÉLÉMENT OSSEUX	Chouette effraie		Grand-duc		Hibou des marais DODSON & WEXLAR	Pelotes du Botswana (ce travail)	Intervalle de variation
	KORTH	DODSON & WEXLAR	KORTH	DODSON & WEXLAR			
Crâne	—	100	—	94,6	66,7	66,7	66,7-100
Mandibule	92	94,1	86,7	98,7	66,7	82,2	66,7- 99
Maxillaire	87,5	—	90	—	—	—	87,5- 90
Tibia	87,5	67,7	90	105,4	79,2	96,8	67,7-100
Humérus	82,5	82,4	93,3	82,4	66,7	76,3	66,7- 93,3
Fémur	85	69,9	93,3	98,7	100	100	69,9-100
Ulna	82,5	79,4	76,7	79,7	83,3	70,4	70,4- 83,3
Radius	62,5	85,3	76,7	68,9	75	64,5	62,5- 85,3
Pelvis	72,5	76,5	90	81	79,2	99,5	72,5- 99,5
Calcanéum	26,2	73,5	31,7	85,1	79,2	7	7 - 85,1
Astragale	—	67,7	—	81,1	66,7	13,4	13,4- 81,1
Incisives	86,2	—	86,7	—	—	—	—
Dents jugales	59,1	—	71,0	—	—	—	59 - 71
Scapula	62,5	88,2	63,3	60,8	33,3	51,6	33,3- 88,2
Phalanges	—	22,1	—	9,6	28,2	7,5	7,5- 28,2
Vertèbres	—	67,8	—	52,5	43,7	8,9	8,9- 67,8
Côtes	—	—	—	—	—	10,8	—
Métapodes						13,6	—
Sacrum						11,6	—
MOYENNE	73,8	81,7	78,6	85,2	72,1	57,3 (48,8)	57,3- 85,2
NMI	20	17	15	37	12	85	— —

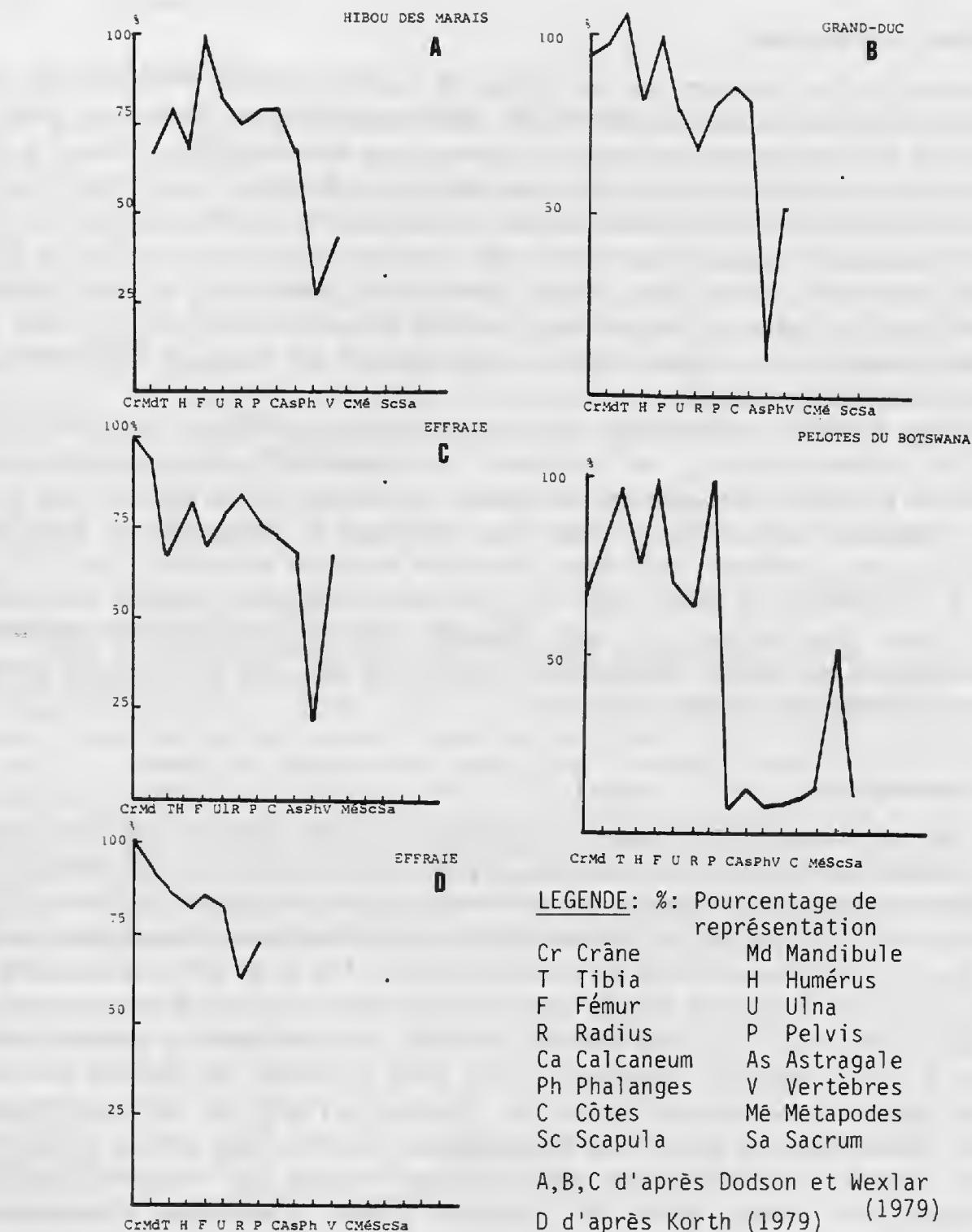


FIG. 2. — Profils de représentation des différents éléments squelettiques retrouvés dans divers types de pelotes de rapaces nocturnes. D'après DODSON et WEXLAR (1979) pour le grand-duc, l'effraie, le hibou des marais ; d'après KORTH (1979) pour une autre effraie ; pour le Botswana, ce travail.

## 2. Résultats et discussion

Cette méthode a été employée sur les pelotes de régurgitation du Botswana. Le pourcentage de représentation moyen est de 57,3 % pour les pelotes du Botswana (tabl. III, fig. 2), ce qui est bas par rapport aux valeurs obtenues par KORTH (1979), DODSON & WEXLAR (1979) et pourrait être dû à un biais de préparation ou à l'âge relativement plus jeune de la chouette responsable de l'accumulation de ces pelotes. Par contre, le profil de représentation a la même allure générale que celui des autres rapaces nocturnes (fig. 2). Il présente les mêmes pics pour les os longs (fémur, tibia, pelvis, mandibule) et sensiblement les mêmes valeurs pour les crânes. Il ne pourra donc pas être utilisé pour définir, dans l'état actuel de nos connaissances, chaque prédateur, mais permet de visualiser directement une accumulation de rapaces nocturnes.

Ces résultats viennent confirmer les travaux des auteurs précédents et permettent de définir quelques critères généraux, tant qualitatifs que quantitatifs, de reconnaissance des accumulations de pelotes de régurgitation de rapaces nocturnes. Premièrement, tous les éléments du squelette sont préservés ; il existe des variations de fréquences en fonction de l'espèce, de l'âge proie-prédateur, mais dans l'ensemble les écarts n'excèdent pas 33 % pour les os longs. Les profils ont la même allure quel que soit le prédateur, avec un plateau pour les os longs et une chute pour les os courts (scapula, vertèbres...) moins bien représentés. On peut ainsi donner des bornes inférieures et supérieures des intervalles de variation des fréquences caractérisant les rapaces nocturnes.

## 3. Conclusions

Six jeux de valeurs des pourcentages de représentation des différents éléments squelettiques sont maintenant disponibles. Bien que n'étant pas encore assez nombreuses pour avoir une valeur statistique significative, ces premières données permettent de fournir l'intervalle de variation du pourcentage de représentation typique des rapaces nocturnes (tabl. II). L'intervalle moyen actuellement défini est compris entre 57,3 % et 85,2 %. Cette valeur peut être considérée comme le premier critère quantitatif de reconnaissance d'une accumulation de pelotes de rapaces nocturnes ; elle pourrait, de plus, être comparée à d'autres données obtenues par la même méthode appliquée, d'une part, à l'étude des pelotes de rapaces diurnes et des déjections de carnivores cumulées, d'autre part à l'étude des assemblages de microfossiles. L'augmentation de ce type d'analyses devrait aboutir à affiner la fourchette de l'intervalle moyen de représentation mais également fournir des intervalles statistiquement significatifs pour chaque espèce de prédateur. Enfin, la définition d'intervalles de variations caractéristiques de certains éléments crâniens ou post-crâniens permettra de reconnaître le prédateur responsable d'une accumulation sur la base de l'os ou des os les plus fréquemment rencontrés (par exemple les mandibules qui résistent le mieux à la fossilisation) dans les gisements de microfossiles.

## D — FRAGMENTATION

## 1. Travaux antérieurs

Les pelotes de rapaces nocturnes sont caractérisées par leur fort pourcentage de représentation d'os identifiables et bien conservés. Ce critère n'a été utilisé dans un but de reconnaissance des types d'accumulations qu'à partir des travaux de DODSON & WEXLAR (1979) ; ceux-ci ont été les premiers à quantifier les fréquences de fragmentation de tous les éléments du squelette retrouvés dans les pelotes, à dresser des profils de représentation des os retrouvés intacts pour divers rapaces nocturnes [*Tyto alba*, *Asio flammeus*, *Bubo lacteus* (tabl. IV, fig. 3)]. Ils ont observé les sites préférentiels de cassures, leur fréquence pour chaque type d'os long. Ils ont formulé l'hypothèse intéressante que chaque espèce de prédateur pourrait être caractérisée par des pourcentages et des types de fragmentation particuliers, ceci en fonction du mode d'ingestion de la proie. KORTH (1979) a repris ces travaux pour un assemblage de *Tyto alba*.

Le pourcentage de fragmentation, calculé pour chaque type d'os, s'exprime selon ces auteurs par le rapport de la fréquence du nombre d'os retrouvés intacts à la fréquence

TABLEAU IV. — Pourcentages des os retrouvés intacts dans divers assemblages de pelotes de rapaces nocturnes (d'après DODSON & WEXLAR, 1979).

NMI = nombre minimal d'individus. Les deux pourcentages moyens obtenus pour le Botswana résultent de la définition d'un crâne complet. En effet, aucun crâne ne peut être considéré comme vraiment intact ; 8,2 % de ceux-ci sont proches d'une conservation intégrale par le fait qu'un tout petit bout des arcades zygomatiques est cassé ou qu'il manque un os comme le nasal que l'on a retrouvé isolé dans la même pelote. Dans le premier cas on obtient 65,7 % de pourcentage moyen total, dans le deuxième cas 66,6 %. DODSON & WEXLAR (1979) n'ont pas précisé ce point dans leurs travaux. Les NMI ont été estimés à partir du nombre total de fémurs de l'assemblage qui était plus important ; les mandibules sont donc ici en légère sous-représentation. Les types IV à VIII de cassures ne sont pas représentés dans les assemblages actuels de pelotes de rapaces mais ils sont définis ici pour la première fois et correspondent à des cassures observées sur des assemblages de microfossiles et seront utiles pour les travaux ultérieurs.

ÉLÉMENT OSSEUX	Grand-duc	Chouette	Hibou des marais	Pelotes du Botswana (ce travail)
Crâne	2,9	82,4	12,5	8,2 (0)
Mandibule	38,4	90,6	31,3	70
Scapula	2,2	40	0	11,1
Humérus	62,3	89,3	12,5	94,2
Radius	54,9	82,8	33,3	97,3
Ulna	49,1	63	25	96,3
Pelvis	3,3	30,8	0	57,4
Fémur	69,9	100	34,8	94,6
Tibia	5,1	73,9	10,5	69,6 avec fibula 29,2 sans fibula
MOYENNE	34,0	72	19,7	66,6 (65,7)
NMI	37	17	12	85

totale de représentation de cet os. Le pourcentage moyen ainsi que l'allure du profil de fragmentation (fig. 3, tabl. IV) permettent ainsi de définir des valeurs repères pour chaque rapace. L'effraie (*Tyto alba*) montre un fort taux de préservation des os intacts (73,9 % pour KORTH, 1979 ; 72 % pour DODSON & WEXLAR, 1979). Au contraire, pour le hibou des marais (*Asio flammeus*) ces auteurs n'indiquent que 37 %, tandis que pour le grand-duc (*Bubo bubo*), KORTH (1979) donne 76,8 %.

A chaque élément du squelette correspond un type de fracture particulier. DODSON & WEXLAR (1979) ont défini pour chaque type d'os long les sites préférentiels de cassures et leurs fréquences. Selon ces auteurs, il n'est pas retrouvé de crânes complets dans les pelotes de rapaces nocturnes ; le plus souvent, les nasaux, prémaxillaires et maxillaires manquent. Ces derniers ainsi que les os de l'arrière du crâne (pariétaux, occipital, tympaniques...) sont intégralement préservés mais isolés. Chez *Tyto alba*, plus de 90 % des mandibules restent intactes ; ce pourcentage est réduit chez le grand-duc et le hibou des marais. Ces mêmes auteurs, de plus, distinguent trois types de cassures ; la cassure de l'arrière domine chez le grand-duc (53,4 %), celle de l'avant chez l'effraie ; les proportions sont égales pour le hibou des marais.

Pour les os longs, DODSON & WEXLAR (1979) donnent les pourcentages de fracturation et soulignent le fait que le délicat radius est moins cassé que l'humérus et l'ulna. La scapula est très fragmentée ; dans 30 à 40 % des cas, le bord dorsal usé offre une apparence douce. En général, la partie articulaire ventrale subsiste seule et les épines scapulaires sont isolées.

Le pelvis est un site important de destruction. Jusqu'à 50 % ou plus de ces os sont réduits à des éléments isolés. Les cassures les plus courantes se font au sommet cranial de l'ilion et sur le bord caudal de l'ischion.

## 2. Résultats nouveaux

Les pourcentages et profils de fragmentation ont été calculés pour les pelotes du Botswana suivant la méthode précédente. Le pourcentage de représentation des os intacts ainsi obtenu est de 65,7 % (tabl. IV), ce qui est voisin des valeurs obtenues par DODSON & WEXLAR (1979) pour l'effraie. Les profils de représentation ont la même allure générale pour tous les rapaces nocturnes y compris les pelotes du Botswana, avec une surfragmentation du pelvis, de la scapula et du crâne (sauf pour le grand-duc) (fig. 3). Les types et sites de cassures ont été vus plus en détail que par DODSON & WEXLAR (*op. cit.*) notamment ceux des crânes et des mandibules qui sont habituellement récoltés avec plus de soins au cours des fouilles archéologiques.

Les dommages subis par les crânes ont été quantifiés (tabl. V). Aucun crâne complet n'a été observé. En revanche, sept crânes ne montraient que les arcades zygomatiques cassées, ou bien le nasal manquant était retrouvé isolé dans la même pelote. Ce type de cassure est le plus fréquent chez *Tatera* (Gerbillidae) qui représente pourtant l'espèce de la plus grande taille avalée par la chouette du Botswana. Les crânes les plus fragmentés sont ceux des petits Muridés et Dendromuridés. La fracture la plus courante est le type C1 (tabl. V) où le crâne est cassé au niveau de la suture fronto-pariétale et au milieu des fosses ptérygoïdes. Les os de l'arrière du crâne sont retrouvés en connexion, ou bien les pariétaux, les bulles tympaniques et l'occipital sont détachés, intacts et conservent la trace des sutures.

Il semble donc que la conservation différentielle des crânes soit fonction de leur robuste

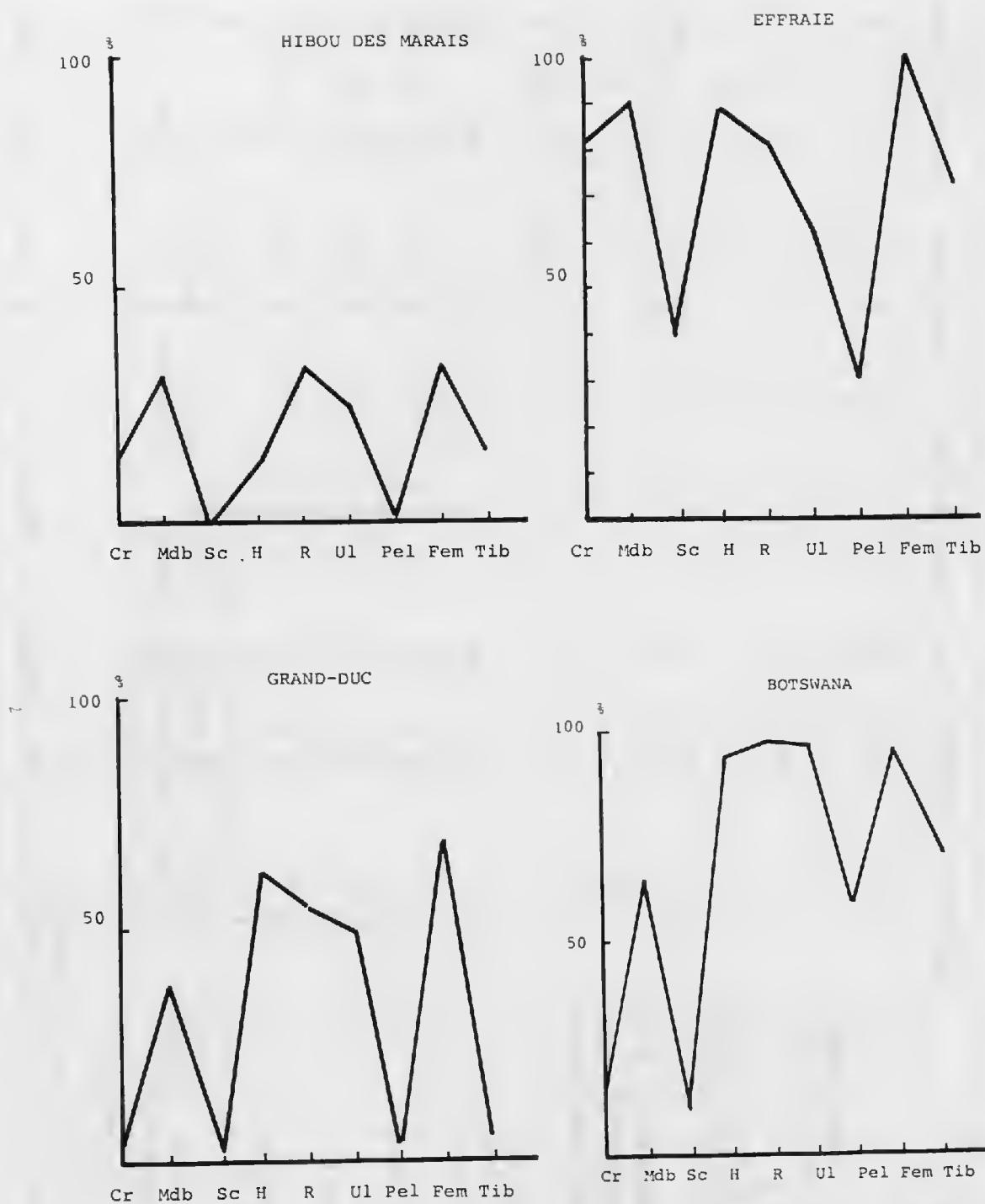


FIG. 3. — Profils de fragmentation des différents éléments squelettiques retrouvés intacts dans les assemblages divers de pelotes de rapaces nocturnes. D'après DODSON et WEXLAR (1979) pour le grand-duc, l'effraie, le hibou des marais ; pour l'assemblage du Botswana, ce travail.

tesse et non de leur taille. Une telle constatation montre que certaines interprétations concernant la taille du prédateur à partir des restes osseux conservés peuvent être faussées.

Comme dans les accumulations fossiles, la mandibule est généralement l'élément squelettique le plus abondant ; il apparaît donc utile de détailler plus précisément les types de cassures les plus fréquents qui l'affectent et de déterminer leur cause. Une bonne connaissance de la fracturation intervenue lors de la digestion permettra dans le cas d'une surfragmentation de l'assemblage fossile d'évaluer le biais introduit par les altérations secondaires.

TABLEAU V. — Fréquence des types et sites principaux de cassures crâniennes observés pour les pelotes de régurgitation du Botswana.

TYPE DE CASSURE	Gerbillidae	Muridae	<i>Mus</i>	Dendromuridae	Insectivores	<i>Otomys</i>	TOTAL
Crâne complet (CC)	0	0	0	0	0	0	0
Crâne complet avec les arcades zygomatiques manquantes ou un os détaché retrouvé isolé, souvent le nasal (CC0)	7	0	0	0	0	0	7
Fragment antérieur : crâne cassé au niveau de la suture fronto-pariétale et au milieu des fosses ptérygoïdes (C1)	2	22	1	1	0	0	26
Fragment antérieur : cassure derrière la $M^3$ (C2)	1	0	2	1	0	0	4
Fragment antérieur : cassure derrière les deux fosses ptérygoïdes juste avant la bulle tympanique (C3)	1	4	0	0	3	1	9
Fragments de crânes isolés (C4) :							894
Bulles tympaniques isolées	8	18	10	6	0	0	42
Prémaxillaires isolés	2	6	15	3	0	0	26
Pariétaux isolés	8	29	0	1	0	2	40
Interpariéctal isolé	2	8	2	0	0	1	13
Occipitaux isolés	2	8	1	0	0	0	11
Autre os isolé	0	13	0	0	0	0	13
Nasaux isolés	2	4	14	7	0	0	27
Frontal + pariétal soudés isolés	0	1	1	0	0	0	2
Prémaxillaire + maxillaire isolés	1	1	2	2	0	0	6
2 maxillaires soudés isolés	0	0	2	0	0	0	2
2 frontaux soudés	0	0	2	1	0	0	3
Fragments postérieurs du crâne soudés (C5)	2	1	0	0	0	0	3
Cassures latérales : moitié droite ou gauche antérieure isolée (C6)	2	0	1	0	0	0	3
TOTAL	40	115	53	23	3	4	236

TABLEAU VI. — Fréquences des types et sites de cassures observés sur les mandibules des différents groupes de rongeurs et insectivores retrouvés dans les pelotes de régurgitation du Botswana.

CATÉGORIE	ASPECT DE LA MANDIBULE	Gerbillidae (15 indiv.)	Muridae (51 indiv.)	Dendromuridae (14 indiv.)	Otomys (1 indiv.)	Insectivores (4 indiv.)	TOTAL (85 indiv.)	POURCENTAGE
0	Aucune cassure, mandibule intacte	17	29	6	0	7	59	34,7
05A	Apophyse angulaire seule cassée	5	30	9	1	0	45	26,5
05C	Apophyse coronoïde seule manquante	1	11	2	0	0	14	8,2
I	Les deux apophyses sont cassées, la coronoïde souvent mieux préservée que l'angulaire	2	19	2	1	0	24	14,1
II	Incisive entière, fracture juste derrière l'alvéole de la $M_3$	0	1	1	0	0	2	1,2
III	Fracture juste derrière l'alvéole de la $M_2$	0	1	0	0	0	1	0,6
IV	Fracture juste derrière l'alvéole de la $M_1$	0	0	0	0	0	0	0
V	Fracture juste avant $P_4$ ou $M_1$ et derrière $M_3$	0	0	0	0	0	0	0
VI	Fracture avant $M_1$ et derrière $M_2$	0	0	0	0	0	0	0
VII	Fracture avant et après $M_1$	0	0	0	0	0	0	0
VIII	Fracture avant $P_4$ ou $M_1$ et loin derrière $M_1$ (que les apophyses abîmées)	0	0	0	0	0	0	0

Le pourcentage est calculé à partir du nombre de mandibules observé dans chaque catégorie divisé par le nombre total de mandibules ( $85 \times 2$ ).

A partir des observations faites à la fois sur les assemblages actuels et fossiles, dix types principaux de cassures ont été définis (tabl. VI). Dans le cas de pelotes du Botswana, les cassures de type II et III sont rares (1,8 %), la partie antérieure de la mandibule restant intacte tandis que l'apophyse angulaire, puis l'apophyse coronoïde et enfin toute la partie postérieure située en arrière de la  $M_3$  disparaissent respectivement dans 35,2, 11,2 et 19,2 % des cas. De plus, il existe une différence de conservation liée à la spécificité et à la taille des proies. En effet, chez les Muridae, la proportion entre les mandibules complètes et celles ayant perdu l'apophyse angulaire est la même, alors que chez les Gerbillidae la grande majorité des individus ont des mandibules intactes de même que chez les insectivores.

On retrouve ici la même conclusion que pour les crânes : la fragmentation des mandibules est liée à leur robustesse et non à leur taille.

Pour les os longs, les pelotes du Botswana présentent comme celles de l'effraie du zoo de Philadelphie (DODSON & WEXLAR, 1979) une proportion très élevée de fémurs intacts. Les épiphyses mal soudées se retrouvent souvent isolées du corps de l'os. L'épine dorsale de la scapula est très rapidement cassée. La scapula peut être divisée en deux, transversalement ou longitudinalement. On observe parfois des trous dans les parties minces de l'aile ou de l'épine. Les côtes sont extrêmement fracturées. C'est plutôt la région du sternum qui est conservée. Les dégradations les plus communes du bassin sont (dans l'ordre) : perte du bord caudal de l'ischion, puis du sommet de l'ilion et enfin du pubis. Parfois il ne reste plus que l'acétabulum entouré d'un peu d'os. On retrouve souvent des vertèbres entières avec des apophyses quasiment intactes. Les phalanges, métapodes, astragales, calcaneums sont intégralement préservés. Les dents sont rarement isolées, peu cassées, très peu altérées.

### 3. Conclusions

Outre les types particuliers de cassures et leurs fréquences mentionnées plus haut, le deuxième critère quantitatif de reconnaissance d'une coprocénose de rapace nocturne est donné par la proportion moyenne des os retrouvés intacts (47,85 %), variant entre 20 % et 72 % pour des prédateurs aussi différents que le grand-duc, l'effraie ou le hibou des marais. Les quatre critères quantitatifs sont donnés par le tableau IV et la figure 3. Cette analyse des pelotes du Botswana montre que le pourcentage de fragmentation des crânes et mandibules dépendrait plutôt de la robustesse des os et non de la taille de la proie ou de la façon de manger du prédateur. De nombreuses autres observations sont encore nécessaires pour affiner les critères quantitatifs de fragmentation et résoudre l'hypothèse précédente.

## E — ABRASION DES OS PROVENANT DES PELOTES DE RAPACES NOCTURNES

### 1. Travaux antérieurs

Le problème concernant les transformations subies par l'aspect et la structure des os et des dents de microvertébrés lors de leur passage dans le tube digestif d'un prédateur n'a pas fait jusqu'à présent l'objet d'études poussées. RACZYNSKI & RUPRECHT (1974) indiquent que l'os compact de la surface de la mandibule, digéré légèrement par place, peut assez souvent disparaître complètement, exposant l'os spongieux et les racines des dents. MAYHEW (1977) constate le même phénomène et décrit que l'émail des dents qui ne semble pas avoir été

attaqué est lisse et brillant. SHIPMAN (1981), après avoir observé au MEB la surface des os provenant de pelotes de rapaces nocturnes, déduit que l'os spongieux est mis à nu, que les bords cassés sont amincis et arrondis, l'usure étant plus prononcée au niveau des épiphyses. Cet auteur ne formule pas de critères précis de reconnaissance des effets de la digestion sur les os, n'ayant pas fait d'investigations sur chaque os ou chaque site osseux. Enfin, il ne donne pas de critères comparatifs des témoins osseux frais.

La surface des os provenant de pelotes de régurgitation du Botswana, de Tanzanie et de Normandie (environs de Caen) a été examinée au MEB. Auparavant, la surface d'os frais a été observée, à titre de référence, afin de permettre une comparaison détaillée entre les deux types et d'appréhender les problèmes d'usure différentielle en fonction de l'âge des proies et du site osseux considéré. Par la suite, l'étude d'autres facteurs d'abrasion, tels que l'eau, l'exposition aérienne, a été abordée. Enfin, diverses expériences d'altérations mécaniques et chimiques ont été tentées.

## 2. Résultats nouveaux

### a — *Os actuel frais*

Les cadavres d'un mulot et d'une souris fraîchement tués ont été soumis à une ébullition modérée pendant cinq heures, sans adjonction de produits chimiques. Puis les os ont été dégagés à l'aide de pinces à dissection. Pour chaque type d'os les surfaces de différents sites ont été observées. La coupe transversale d'un os long de rongeur montre, de l'extérieur vers l'intérieur, le périoste, l'os compact lamellaire et l'os spongieux (pl. I, 1). Il existe actuellement peu de photos MEB publiées, sur les variations d'épaisseur de chacun de ces tissus selon l'âge, le site observé (épiphyse ou diaphyse), la position systématique du rongeur d'où provient l'os examiné.

*Épiphyses* : La technique de préparation énoncée plus haut montre que les os restent enrobés de matière organique, ce qui masque les structures. Un léger dégagement à l'acide chlorhydrique à 1/500 (pH = 1, pendant 12 h) a permis d'observer nettement cette surface. Les surfaces articulaires des os longs montrent en règle générale que la très fine couche d'os compact lamellaire est érodée, l'os spongieux étant mis à nu par endroit (pl. I, 2 à 9). Chez les individus jeunes, l'os lamellaire n'est pas formé et l'os spongieux est directement observable. À un grossissement supérieur ( $\times 120$  ou  $\times 180$ ) on observe de manière plus détaillée la structure de l'os spongieux. Celui-ci apparaît au MEB constitué d'un réseau de petits monticules dont le relief est accusé, percé ou non par une aréole de dimensions plus ou moins importantes (pl. II, 1 et 2). Par place il peut subsister des fragments d'os compact très fin d'aspect lisse, présentant une érosion caractéristique en « feuillets » (pl. II, 1).

*Diaphyses* : Comme l'os compact est beaucoup plus épais sur les diaphyses que sur les épiphyses, on n'observe pas sur l'os frais la structure spongieuse. Les surfaces lisses sont imprégnées de matière organique (reste du périoste) (pl. II, 3 à 7). Après traitement à l'acide chlorydrique (1/100, pH 1, 12 h) ou à l'eau oxygénée (130 Vol., pH 1, 12 h) ou à l'hypochlorite de soude (pH 12, 12 h), on met en évidence une structure de canaux très fins et serrés qui pourrait être la couche superficielle de l'os spongieux.

b — *Os provenant des pelotes de régurgitation de rapaces nocturnes*

Les pelotes provenant de Tanzanie, du Botswana ou de France ont été désagrégées dans l'eau. Nous avons principalement observé trois types d'os qui sont respectivement la mandibule, l'humérus et le fémur.

*Têtes articulaires des os longs* : Les os provenant des pelotes de régurgitation de Tanzanie et du Botswana présentent des structures identiques. Les pelotes fraîches de France présentent des caractéristiques légèrement différentes (pl. III, 1 à 7). Pour les premières il n'y a plus trace, sur les épiphyses, d'os lamellaire compact. La structure spongieuse présente, à fort grossissement, un aspect caractéristique : on retrouve les monticules observés sur les os longs frais ; ils sont plus larges et leur sommet arrondi n'est pas toujours percé d'une aréole (pl. IV, 2, 5). Ils sont entourés par des concavités relativement grandes, de taille et de structure irrégulières. L'ensemble donne une faible impression de relief (pl. IV, 3, 4). Sur les pelotes fraîches, l'usure ne semble pas aussi profonde et le relief des monticules est plus important. L'aspect lisse des monticules, observé, pour les pelotes d'Afrique, laisse penser à un polissage secondaire de la surface des os. Entre les épiphyses, on trouve des craquelures en mosaïque qui ont été retrouvées sur les pelotes fraîches également (pl. III, 2 ; pl. IV, 1).

*Corps de l'os* : La surface des os a un aspect plus ou moins rugueux, des lamelles sont enlevées longitudinalement par rapport au grand axe de l'os. Des cupules de forme et de taille variables laissent entrevoir des aréoles caractéristiques de l'os spongieux. L'érosion se fait irrégulièrement sur plusieurs niveaux, ce qui donne un aspect feuilleté à la surface de l'os avec des lamelles à bords ondulés (pl. IV, 7, 8, 9). Le long de la mandibule on observe nettement la structure spongieuse qui apparaît en coupe longitudinale (pl. V, 7). Enfin, la surface de la racine des dents est fissurée. On observe un réseau de fractures parallèles orientées mésio-distalement (pl. V, 1 à 5), recoupées par d'autres cassures qui leur sont perpendiculaires. Les cassures de l'os sont en biseau ; on y observe des lamelles concentriques superposées montrant la structure de l'os (pl. V, 7).

La différence entre les pelotes d'Afrique et celles de France réside surtout dans l'impression de profondeur différentielle de l'usure. Ceci laisse supposer qu'un processus secondaire est venu se superposer à l'action des sucs digestifs de rapaces nocturnes. En Afrique tropicale, les os qui subissent une exposition aérienne sont rapidement détruits. Dans le cas des pelotes du Botswana, on peut envisager qu'il s'est produit un certain temps entre la régurgitation des pelotes et leur récolte, ce qui a permis une altération des os.

### 3. Conclusions

Ce type d'étude n'en est encore qu'à ses débuts. C'est pourquoi, les variations introduites par l'âge, la robustesse des différents os, la nature de la proie, et aussi celle du prédateur nécessitent de nombreux travaux ultérieurs de façon à obtenir des critères qualitatifs plus détaillés, ainsi que des mesures de la variation d'épaisseur de l'usure en fonction de chaque paramètre.

Ce travail a cependant permis de donner quelques critères essentiels de reconnaissance d'une accumulation de pelotes de rapace nocturne :

— sur les diaphyses, l'os spongieux est mis à nu mais, parfois, il peut subsister de l'os compact ce qui donne une structure en lamelles feuilletées ;

- sur les épiphyses, les aréoles de l'os spongieux ont un relief faible ; des craquelures en mosaïque sont observées ;
- sur les dents, l'émail est lisse, des craquelures peuvent apparaître.

#### IV. AUTRES TYPES DE CONCENTRATIONS DE MICROVERTÉBRÉS

Les nouveaux critères qualitatifs et quantitatifs obtenus à partir de l'étude de la représentation, la fragmentation et l'abrasion des pelotes de régurgitation de rapaces nocturnes caractérisent le type le plus courant d'accumulation de microvertébrés. Cependant, ils doivent faire l'objet d'une comparaison avec les critères établis à partir des mêmes méthodes et concernant les autres modes de concentrations de microvertébrés. Cette comparaison a été rendue possible grâce au regroupement dans ce travail de toutes les données disponibles, notamment de travaux récents sur ce sujet ; ceci a pour but de mettre en évidence le maximum de critères quantitatifs distinctifs susceptibles d'aider à l'interprétation des assemblages fossiles. L'étude des sédimentocénoses a repris les travaux précédents tout en essayant d'en approfondir certains aspects, tels que l'utilisation directe des critères sur certains assemblages fossiles ou l'étude de l'abrasion au MEB.

##### A — AUTRES TYPES DE COPROCÉNOSES

Parmi les autres types de coprocénoses, les auteurs distinguent les accumulations de déjections de mammifères carnivores ou de crocodiles et celles de pelotes de régurgitation de rapaces diurnes.

###### 1. Pelotes de rapaces diurnes

Il existe malheureusement assez peu de données disponibles sur les pelotes de rapaces diurnes, car la plupart des os sont érodés ou même dissous, ce qui entraîne des types de cassures différents et une fragmentation beaucoup plus importante des restes osseux qui sont souvent inidentifiables. Selon KORTH (1979), les crânes sont réduits, les apophyses coronoïdes des mandibules sont fracturées. Les bords des os sont minces ; les crêtes sont érodées, les diaphyses sont pointues. Les couronnes des dents sont usées, mais il n'y a pas, selon MAHYEW (1977), trace de digestion sur les collets des racines. L'émail est partiellement dissous, mat et poudreux d'apparence. Les crêtes sont amincies. Ceci semble lié directement au fait que le suc gastrique est en moyenne plus acide chez les rapaces diurnes que chez les nocturnes (DUKE *et al.*, 1975). SHIPMAN (1981) note, pour les os observés au MEB, que l'abrasion est la même pour les rapaces diurnes et nocturnes. La seule différence concerne la perte de l'émail des dents.

###### 2. Accumulations par les déjections des crocodiles

FISCHER (1981 *a* et *b*) a fait l'étude de la digestion des crocodiles. Il a observé que ceux-ci mâchent leurs proies avant de les avaler, ce qui est la cause de la fragmentation

importante des os retrouvés dans leurs déjections. Seuls, les fémurs, humérus, mandibules et astragales restent intacts. Le passage dans le tractus digestif (le pH de l'estomac est de 1,2, DIEFFENBACH, 1975) provoque :

- la décalcification totale ou partielle des os et des dents laissant la matière organique intacte mais provoquant la disparition rapide des os exposés à l'air libre ;
- la destruction de l'émail des dents ; mais la reminéralisation de celles-ci dans certaines conditions permet quelquefois de préserver la dentine et le cément.

### 3. Accumulations de déjections de mammifères prédateurs

#### a — Travaux antérieurs

Les petits carnivores sont de grands consommateurs de microvertébrés. L'accumulation fréquente de leurs fèces en grandes quantités dans leurs terriers en fait d'importants agents de concentration d'ossements (ANDREWS & NESBIT-EVANS, 1983 ; MELLETT, 1974 ; KORTH, 1979). En Afrique orientale, les genres *Otocyon* et *Canis* seraient les principaux responsables de ces accumulations (BEHRENSMEYER & DECHANT-BOAZ, 1980). Les listes fauniques des rongeurs et insectivores retrouvées dans les matières fécales de carnivores (tabl. VII) donnent, dans certains cas, une forte proportion de rongeurs et sont à peu près identiques à celles des pelotes de rapaces nocturnes (tabl. II). KORTH (1979) a établi pour le coyote du Nebraska la courbe de fréquence des os préservés (fig. 4). La valeur moyenne (tabl. VIII) de conservation de ces os est de 64,8 %, ce qui est nettement inférieur à celle qui concerne les rapaces nocturnes.

ANDREWS & NESBIT-EVANS (1983) ont étudié la représentation et la fragmentation des os provenant de déjections de petits carnivores tels que mangouste, renard, coyote, genette, *Otocyon*, marte. Ils en déduisent des caractères propres à chaque famille de prédateurs et donnent quelques conclusions concernant ce type d'accumulation. Tous les éléments du squelette post-crânien des micromammifères sont représentés (tabl. IX, fig. 4) mais le taux de fragmentation est nettement supérieur à celui enregistré pour les pelotes de rapaces nocturnes et beaucoup d'os sont indéterminables. Il n'y a pas de crâne complet et les restes crâniens présentent des cassures à bords angulaires. Les os les plus résistants aux destructions physiques dues à l'action des dents (canines et carnassières) sont les mandibules, fémurs, tibias qui montrent la plus forte conservation (tabl. IX).

Ces auteurs constatent l'existence simultanée dans une même crotte, voire sur un même os, de deux types d'abrasion : l'aspect le plus courant se traduit par un os poli, des cassures arrondies, l'autre par un os compact rugueux et décapé laissant entrevoir l'os spongieux. Parfois, une extrémité sur deux est érodée, ce que ces auteurs expliquent en indiquant que les os pris dans les poils peuvent subir moins d'attaques par les acides de l'estomac. Les os des micromammifères sont moins fragmentés et moins corrodés que ceux des animaux plus grands (proies de taille supérieure à 500 g). Ceci semble à priori différent des observations recueillies pour les pelotes de rapaces nocturnes où c'est le contraire qui se produit.

#### b — Résultats nouveaux

La compilation des travaux de KORTH et de ANDREWS & NESBIT-EVANS permet de disposer d'un certain nombre de données quantitatives et d'observations qualitatives exploi-

TABLEAU VII. — Composition taxonomique des assemblages de déjections de petits mammifères carnivores d'Afrique du Sud et de l'Est (d'après SMITHERS & WILSON, 1979 ; ANDREWS & NESBIT-EVANS, 1983 ; STUART, 1977 ; WESSELMAN in BEHRENSMEYER & DECHANT-BOAZ, 1980). Comparaison avec un assemblage retrouvé dans une fourmilière (d'après SHIPMAN & WALKER, 1980).

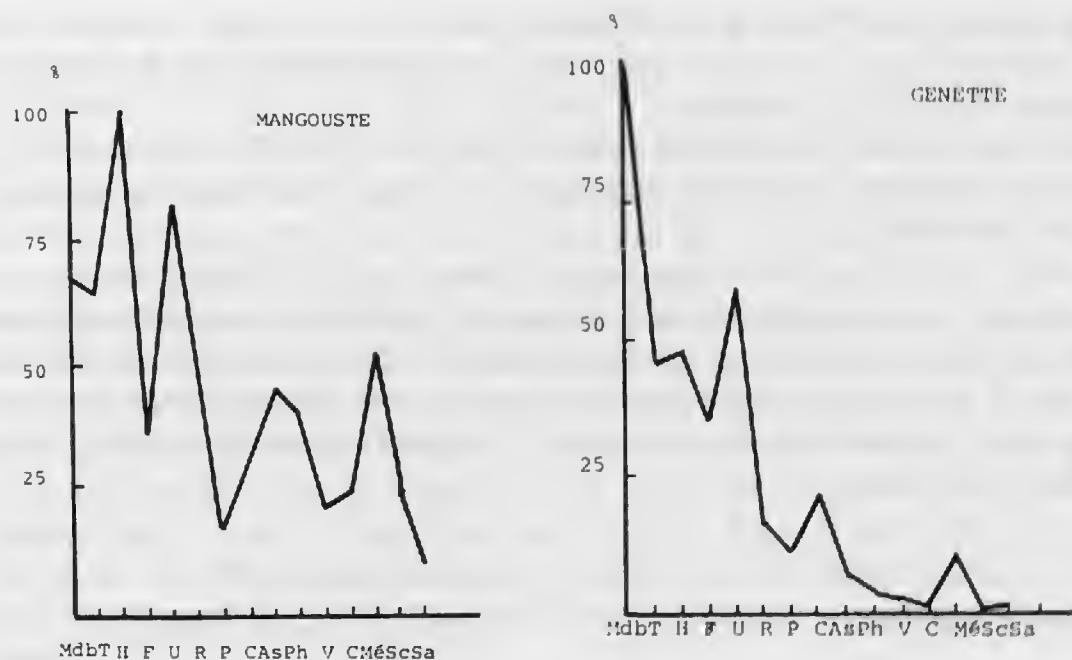
Fourmis (SHIPMAN & WALKER)	Genette (ANDREWS & N.-EVANS)	<i>G. tigrina</i> (SMITHERS & WILSON)	Hyène (WESSELMAN)	<i>Felis libyca</i> (STUART)	<i>F. serval</i> (SMITHERS & WILSON)	<i>F. serval</i> (SMITHERS & WILSON)	<i>Canis adustus</i> (SMITHERS & WILSON)	<i>C. mesomelas</i> (SMITHERS & WILSON)
<i>Mus</i>	<i>Nasilio</i>	<i>Mastomys</i>	<i>Crocidura</i>	<i>Gerbillurus</i>	<i>Elephantulus</i>	<i>Mastomys</i>	<i>Cryptomys</i>	<i>Otomys</i>
<i>Thamnomys</i>	<i>Crocidura</i>	<i>Mus</i>	<i>Arvicantis</i>	<i>Thallomys</i>	<i>Mastomys</i>	<i>Otomys</i>	<i>Mastomys</i>	<i>Mastomys</i>
<i>Arvicantis</i>	<i>Myosorex</i>	<i>Saccostomus</i>	<i>Mus</i>	<i>Desmodillus</i>	<i>Otomys</i>	<i>Mus</i>	<i>Otomys</i>	<i>Tatera</i>
<i>Crocidura</i>	<i>Erinaceus</i>	<i>Otomys</i>	<i>Steatomys</i>	<i>Crocidura</i>	<i>Tatera</i>	<i>Rattus</i>	<i>Leggada</i>	<i>Pedetes</i>
	<i>Galago</i>	<i>Tatera</i>	<i>Gerbillus</i>		<i>Saccostomus</i>	<i>Saccostomus</i>	<i>Saccostomus</i>	<i>Lepus</i>
	<i>Paraxerus</i>	<i>Aethomys</i>	<i>Tatera</i>		<i>Mus</i>	<i>Tatera</i>	<i>Tatera</i>	<i>Hystrix</i>
	<i>Mastomys</i>	<i>Rattus</i>			<i>Steatomys</i>	<i>Pelomys</i>	<i>Dasyomys</i>	
	<i>Aethomys</i>	<i>Rhabdomys</i>			<i>Pelomys</i>	<i>Aethomys</i>	<i>Pelomys</i>	
	<i>Saccostomus</i>	<i>Acomys</i>			<i>Rattus</i>	<i>Dasyomys</i>		
	<i>Rhabdomys</i>	<i>Steatomys</i>			<i>Aethomys</i>	<i>Rhabdomys</i>		
	<i>Otomys</i>				<i>Dendromus</i>	<i>Dendromus</i>		
	cf. <i>Tatera</i>					<i>Thryonomys</i>		
	cf. <i>Gerbillus</i>					<i>Crocidura</i>		

TABLEAU VIII. — Pourcentage de représentation des différents éléments squelettiques retrouvés dans les fèces de divers types de carnivores ainsi que dans une fourmilière (SHIPMAN & WALKER, 1980). Pour la mangouste, la genette, l'*Otocyon*, le renard, le renard arctique et la marte, les données sont extraites du travail de ANDREWS & NESBIT-EVANS, 1983 ; pour le coyote, de ANDREWS & NESBIT-EVANS, *op. cit.* (colonne de gauche) et de KORTH, 1979 (colonne de droite). NMI = nombre minimal d'individus.

ÉLÉMENT SQUELETTIQUE	Coyote	Mangouste	Genette	<i>Otocyon</i>	Renard	Renard arctique	Marte	Fourmis
<b>Crâne</b>								
Mandibule	97,6	92,8	68,1	99,4	100	50	100	66,7 97
Maxillaire	78,6	57,1	64,5	45,9	100	25	83,3	50 68
Humérus	69	100	100	48,2	92,3	75	50	100 100
Tibia	48,8	85,7	36,3	36,7	23,1	62,5	33,3	16,6 71
Fémur	70,2	100	81,8	59,7	92,3	100	16,6	33,3 79
Ulna	63,1	64,3	59	16	30,8	37,5	16,6	66,7 55
Radius	59,5	71,4	18,2	12,0	23,1	25	16,6	16,6 24
Pelvis	47,6	42	31,8	22,4	42,3	25	0	16,6 47
Calcanéum	19	14,3	45,4	(8)	7,6	25	0	0 28
Astragale		7,2	40,9	(4)	0	12,5	33,3	0 26
Incisives	100	57,1	95,4	55,9	63,5	68,8	0	75 62
Dents jugales	78,9	29,8	51,7	11,3	5,7	31,3	33,3	41,6 59-54-36
Scapula	45,2	14,3	22,7	3,4	15,4	12,5	0	33,3 32
Phalanges		15,7	25,4	(0,8)	1,7	20	29,4	15 13
Vertèbres		25,4	51,7	11,2	62,7	23,4	27,1	23,9 20
Côtes		8,4	24,7	(0,4)	9,1	8,3	7,5	7,5 9
Métapodes		25,7	20,5	(2,0)	4,6	28,9	30	25 20
Sacrum								5
Clavicule								2
MOYENNE	64,8	47,3	49,3	37	40,9	37,1	28	34,6 43,2
NMI	42	7	11	87	13	4	3	3 19

TABLEAU IX. — Pourcentage des os retrouvés intacts dans les fèces de carnivores (d'après ANDREWS & NESBIT-EVANS, 1983). NMI = nombre minimal d'individus.

ÉLÉMENT OSSEUX	Mangouste	Genette	<i>Otocyon</i>	Coyote	Renard	Marte
Humérus	30	43	26	7	0	0
Ulna	8	54	57	25	0	25
Fémur	25	17	3	0	0	0
Tibia	37	57	10	0	0	0
MOYENNE	25	42,8	24	8	0	6,25
NMI	11	87	13	7	4	3



LEGENDE:

%: Pourcentage de représentation

Md	Mandibule	T	Tibia
H	Humérus	F	Fémur
U	Ulna	R	Radius
P	Pelvis	C	Calcaneum
As	Astragale	Ph	Phalanges
V	Vertèbres	C	Côtes
Mé	Métopodes	Sc	Scapula
Sa	Sacrum		

FIG. 4. — Représentation des différents éléments squelettiques retrouvés dans les assemblages de déjections de petits carnivores est-africains. D'après ANDREWS et NESBIT-EVANS (1983, tabl. I, p. 294).

tables. Ainsi, elle a permis de mettre en évidence deux critères quantitatifs supplémentaires de reconnaissance de ce type de coprocénose, directement comparables avec les critères tirés de l'étude des pelotes de rapaces nocturnes :

— le taux de représentation moyen est de 48,4 % pour les cumulats de déjections de petits carnivores (compris entre 28 et 64,8 %) contre 74,8 % (57,3-85,2 %) pour les rapaces nocturnes ;

— le taux de fragmentation moyen (pourcentage d'os retrouvés intacts) est de 17,67 % pour les carnivores (de 0 à 42,8 %) contre 48,8 % (19,2-72 %) pour les rapaces nocturnes.

De plus, quelques différences fondamentales apparaissent ; elles permettent de distinguer entre les coprocœnoses de rapaces nocturnes et de carnivores, en particulier l'absence de crânes complets chez les carnivores.

Cependant, il ressort de ces travaux que le type de la coprocœnose ne peut pas être déduit de l'examen des listes fauniques. En outre, à notre connaissance, aucune étude de l'abrasion n'a été entreprise.

Tout ceci nous conduit à l'idée que la part jouée par les concentrations dues à des déjections de carnivores serait plus importante que ce qui était généralement admis et que dorénavant dans l'étude des gisements de microvertébrés fossiles, l'hypothèse d'une accumulation par ce type de coprocœnose sera à prendre en compte. Il sera nécessaire de multiplier les observations afin d'augmenter la précision et la signification des critères qualitatifs et quantitatifs définis plus haut.

## B — SÉDIMENTOCŒNOSE

Le déplacement par l'eau des éléments squelettiques puis leur resédimentation sont des agents importants de concentration secondaire des restes de microvertébrés. Ceux-ci peuvent intervenir depuis la mort d'un animal ou, dans la plupart des cas, après une première concentration par coprocœnose. Le transport par l'eau provoque la dispersion de l'accumulation primaire, le tri et l'abrasion.

Les deux premiers points ont fait l'objet d'études détaillées par BEHRENSMEYER (1975) pour les macrovertébrés et par KORTH (1979) pour les microvertébrés, à partir d'une méthodologie fondée sur l'expérimentation. A partir des nombreuses données fournies par ces auteurs, un développement original de la méthode a été envisagé, qui permet de l'appliquer directement aux assemblages de microvertébrés fossiles pour lesquels seules les dents ont été récoltées, ou à un seul type d'os et non pas à toute la faune.

Le troisième point qui concerne les effets d'un transport par l'eau sur l'usure des structures osseuses n'a pas été envisagé de façon systématique dans les travaux précédents. Afin de remédier à cette lacune, la surface de quelques os provenant de gisements fluviatiles du Miocène supérieur d'Amama II et du Pliocène d'Amama III (Algérie) a été examinée au MEB. Les observations nouvelles ainsi obtenues sont comparables à celles fournies par l'étude des pelotes et apportent de nouveaux critères de reconnaissance des assemblages fossiles.

### 1. Dispersion : travaux antérieurs

De nombreuses expérimentations ont permis de définir les lois régissant l'aptitude au transport des divers éléments squelettiques d'une thanatocœnose.

*Dispersion d'une coprocœnose* : Des pluies torrentielles peuvent dissoudre une accumulation initiale de matériel fécal. KORTH (1979) a réalisé expérimentalement le transport de pelotes de régurgitation par un courant de 30 cm/s dans un chenal de 0,6 m de profondeur et 2 m de large. Les pelotes flottent et se désintègrent progressivement en perdant dès les premiers vingt mètres tous les os qui continuent à être transportés librement. Après 200 mètres, les os sont libérés et il ne reste plus qu'une boule de poils agglutinés, de taille

réduite. Les matières fécales de carnivores sont tout de suite désintégrées et les os libérés suivent le processus fluviatile ordinaire.

*Désarticulation et dispersion des carcasses* : VOORHIES (1969) a le premier déterminé expérimentalement pour le coyote et le mouton trois grands groupes de dispersion des os (tabl. X) en fonction de la vitesse du courant. DODSON (1973) et KORTH (1979) ont repris ces expériences pour les appliquer à des microvertébrés. Ils obtiennent des résultats différents de ceux de VOORHIES (tabl. X). Reprenant et complétant les travaux de VOORHIES pour les grands vertébrés, BEHRENSMEYER (1975) a déterminé cinq groupes de dispersion et mis en évidence que les os du groupe I de VOORHIES sont les plus petits et ceux qui ont la plus faible densité. Dans les groupes II et III, les os sont plus denses que dans le groupe I mais pas forcément plus grands. Selon cet auteur, la densité et la taille des os peuvent expliquer leur aptitude à la dispersion, mais la forme de l'os intervient comme facteur limitant.

La prédominance dans une accumulation fossile d'un élément sur tous les autres ou d'un ensemble de fossiles entrant dans les groupes de VOORHIES renseigne sur la distance parcourue et le courant minimal nécessaire pour disperser une accumulation primaire de microvertébrés.

## 2. Tri des éléments transportés — Équivalent hydraulique des grains de quartz

### a — Travaux antérieurs

BEHRENSMEYER (1975) a été la première à considérer les os comme des particules sédimentaires ordinaires et à les assimiler à des grains de quartz. Elle donne des équations permettant de calculer le diamètre équivalent d'un grain de quartz entraîné, ayant une vitesse de chute identique à celle de l'os correspondant placé expérimentalement dans les mêmes conditions (Annexe I). Le diamètre est ainsi calculé à partir de la taille, de la densité et du volume d'un os, puis comparé à celui d'un grain de quartz ayant la même vitesse de chute que celle obtenue expérimentalement pour l'os. Dans le cas où la valeur expérimentale du diamètre équivalent d'un élément osseux et celle des grains de quartz du sédiment fossile trié correspondent, l'origine fluviatile de l'accumulation ne peut faire de doute et il est même possible d'évaluer précisément la vitesse du paléocourant nécessaire pour mobiliser les os.

KORTH (1979) a repris ces travaux et a déterminé expérimentalement la vitesse de chute des os de certains petits mammifères. Il définit expérimentalement pour chaque élément du squelette une relation linéaire entre la vitesse de chute et la taille de l'animal basée sur la surface du foramen magnum (RADINSKY, 1965). Ceci lui permet de déterminer pour une faune fossile le diamètre de l'équivalent quartz en fonction d'un seul élément osseux appartenant à l'espèce dominante du gisement. Un degré de précision supplémentaire est ainsi obtenu.

### b — Nouveaux résultats

Dans la plupart des gisements de type fluviatile, il est bien rare d'obtenir des éléments osseux intacts alors qu'il est souvent possible d'avoir des molaires bien conservées. Une relation permettant de calculer l'équivalent quartz à partir de la taille des molaires a été recherchée. Celle-ci repose sur le fait qu'il existe une forte corrélation ( $r = 0,99$ ) entre le

TABLEAU X. — Comparaison de la capacité des éléments squelettiques de différents vertébrés à être transportés. Celle-ci est exprimée par l'appartenance aux cinq catégories de VOORHIES, définies expérimentalement par VOORHIES (1969), DODSON (1973), BEHRENSMEYER (1975) et KORTH (1979).

GENRE	GROUPÉ I	GROUPÉ II (I/II)	GROUPÉ III (II)	GROUPÉ IV (II/III)	GROUPÉ V (III)
<i>Mus</i> (DODSON)	Maxillaire Vertèbres thor.	Pelvis Vertèbres caud. V. cervicales	Crâne Tibia-fibula Fémur Humérus	Calcanéum Radius Ulna	Mâchoire
<i>Ovis-Coyote</i> (VOORHIES)	Vertèbres Côtes Sacrum Sternum	Ulna Scapula (Ramus) Phalanges	Fémur Tibia Humérus Métapodes Pelvis Radius	Mâchoire	Crâne Maxillaire Mandibule
<i>Ovis</i> (BEHRENSMEYER)	Côtes	Atlas	Crâne Scapula Molaires	Mandibule	
<i>Equus</i> (BEHRENSMEYER)		Atlas	Astragale Fémur Crâne Molaires		Mandibule
<i>Sorex</i> (KORTH)		Atlas	Calcanéum Astragale Fémur	Molaires M <sup>2</sup>	Mandibule Crâne
<i>Peromyscus</i> (KORTH)	Côtes Scapula Phalanges	Métatarsiens V. lombaires Atlas Radius Ulna Pelvis	Maxillaire Calcanéum Astragale Crâne Humérus Fémur	Molaires Maxillaire Incisives Mandibule	Tibia-fibula
<i>Sciurus</i> (KORTH)		Crâne Atlas	Astragale Calcanéum Scapula Molaires M <sup>2</sup> Fémur		Tibia Mandibule
<i>Procyon</i> (KORTH)	Côtes	Atlas Crâne	Astragale Molaires M <sup>1</sup> Calcanéum Phalanges	Fémur	Mandibule
<i>Sylvilagus</i> (KORTH)		Crâne Atlas Pelvis	Astragale Molaires M <sup>2</sup> Scapula Fémur		Mandibule

poids d'un mammifère et la taille de ses  $M_1$  (GINGERICH, 1977 ; GOULD, 1975). De plus, la vitesse de chute de la mandibule est fortement corrélée avec le poids de l'animal correspondant (cf. Annexe I). Ces deux hypothèses de départ permettent d'ores et déjà de formuler une équation estimant le diamètre du grain de quartz équivalent en fonction de la taille des dents de l'espèce dominante d'une faune. Cependant il reste pour l'instant des inconnues qui empêchent l'application de cette équation. Le calcul des constantes indispensables à sa résolution devra être effectué à partir d'un grand nombre de microvertébrés actuels avant d'être généralisé. D'autre part, il manque encore un grand nombre de données expérimentales permettant de connaître la vitesse de chute ( $K_e$ ) des différents os de microvertébrés. L'estimation du poids des individus d'après la taille de leurs molaires offrira, en outre, la possibilité de cerner de plus près, dans une accumulation de microvertébrés, le prédateur responsable de la coprocénose primaire. Une autre utilisation potentielle concerne l'estimation des biomasses fossiles.

### 3. Abrasion : résultats nouveaux

Lors du transport les os se fragmentent, les dents hypsodontes sortent des alvéoles et sont abrasées. Les os sont amincis, parfois troués, les fractures sont roulées, la surface des os devient lisse, polie (KORTH, 1979). La surface des quelques os provenant des gisements fluviatiles mio-pliocènes d'Amama II et III en Algérie a été examinée. Les os ont subi un transport prolongé dans l'eau, ce qui leur donne à l'œil nu l'aspect caractéristique énoncé précédemment. Au MEB, l'os spongieux est souvent apparent sur les épiphyses, mais par endroits il subsiste des plaques d'os lamellaire lisse (pl. VI, 1 à 7). A un grossissement de 120, les aréoles sont rares et petites ; elles perforent des masses planes ou à peine convexes d'os lisses. Des concavités larges et peu profondes à bords irréguliers entourent ces masses d'os. L'ensemble donne une faible impression de relief et l'usure semble moins profonde comparativement à ce qui a été observé pour les pelotes de régurgitation (pl. VII, 1 à 9).

Sur les diaphyses, l'os compact lisse est entaillé par des cupules d'érosion d'aspect très variable (pl. VI, 6, 8). La structure spongieuse ne peut être distinguée mais parfois, vers 120 ou 180 de grossissement, la surface de l'os devient irrégulière (pl. VII). L'os se débite en lamelles à bords ondulés sur des épaisseurs différentes (aspect feuilleté déjà observé pour les pelotes) (pl. VII, 7). Les bords sont arrondis, les cassures ne sont pas en biseau.

La faible impression d'usure, le fort taux de polissage de la surface de ces os permettent de reconnaître immédiatement les effets de l'abrasion due à l'eau. Cependant, on ne peut exclure ici l'hypothèse que ce gisement ait d'abord été une coprocénose.

## C — NÉCROCÉNOSE — CATASTROPHOCÉNOSE

De longues périodes de sécheresse ou au contraire des inondations peuvent être à l'origine de concentrations accidentelles de microvertébrés (catastrophocénoses) (SHIPMAN, 1975). MISONNE & VERSCHUREN (1966) signalent le cas de mort en masse de rongeurs du genre *Arvicanthis* lors de pluies torrentielles au Serengeti. Les animaux charognards peuvent collecter d'importantes quantités d'ossements à l'entrée de leurs terriers (nécrocénose). Ainsi, BRAIN (1980) signale que les *Hystrix* (porc-épics) accumulent essentiellement des os de

grande taille, appartenant à des mammifères (surtout des grands herbivores), de dimensions moyennes comprises entre 2,5 et 15,5 cm (maximum : 91,4 cm) et de poids moyen inférieur à 50 g (maximum 750 g) ; les plus petites espèces rencontrées sont des tortues et des petits carnivores. Ces accumulations sont reconnaissables au fait que les porcs-épics laissent des traces sur les os qu'ils rongent. SUTTCLIFFE (1970) a également observé sur les os collectés par des hyènes des stries laissées par l'action des dents, des fractures détruisant les épiphyses, la mise à jour de l'os spongieux et de la cavité médullaire. Dans l'ensemble, les nécroœnoses de grands prédateurs carnivores ou charognards sont responsables d'accumulations de macrovertébrés et ne doivent pas être prises en compte dans l'étude des concentrations de microvertébrés.

Par contre, SHIPMAN & WALKER (1980) ont décrit pour la première fois l'importante action collectrice des fourmis de type *Messor barbarus* d'Afrique orientale. Ils ont retrouvé dans une fourmilière un assemblage de rongeurs diurnes et nocturnes fouisseurs et non fouisseurs d'un poids allant de 2,5 à 120 g (tabl. VII) : 65 % des éléments du squelette étaient représentés et tous les os étaient présents, plus particulièrement les mandibules, maxillaires, os longs des membres (tabl. VIII). Les côtes, vertèbres, et os du crâne étaient sous-représentés. Ce pourcentage de représentation est comparable à celui obtenu pour les fèces de coyote (KORTH, 1979) ou celui des pelotes de certains rapaces nocturnes. Ce type d'accumulation décrit encore localement pourrait, s'il s'avère plus général, représenter un troisième mode de concentration des restes de microvertébrés dont il faudrait à l'avenir tenir compte dans la recherche des origines d'accumulations de microfossiles.

## V. PRINCIPAUX TYPES D'ALTÉRATIONS — ÉTUDES PRÉLIMINAIRES

Les différents types de concentration ayant été passés en revue et étudiés selon la même approche méthodologique, il apparaît nécessaire d'appréhender les phénomènes d'altération mécanique et chimique afin d'observer leur impact sur l'usure des os, et sur leur représentation.

De nombreux travaux ont été consacrés à ces problèmes pour les grands vertébrés (BEHRENSMEYER, 1975, 1978 ; BROMAGE, 1984 ; HILL, 1980 ; WESTERN, 1980) ; très peu ont été consacrés aux microvertébrés (SHIPMAN, 1981). Dans l'ensemble ils sont restés très ponctuels et ne sont pas fondés sur une approche expérimentale. Des expériences préliminaires de fracturation et de digestion ont été menées, qui devraient permettre dès à présent de formuler quelques hypothèses concernant les phénomènes d'altération et leur impact possible sur la fossilisation.

### 1. Travaux antérieurs

BEHRENSMEYER (1975, 1978) et WESTERN (1980) ont montré pour les grands mammifères que la configuration propre de l'animal mais également la structure de la communauté, le lieu de mort et les conditions de mort induisent des facteurs de conservation différentielle dès le départ. Ensuite, la durée d'exposition aérienne des carcasses, la vitesse de

décomposition des cadavres sont fonction des facteurs climatiques et de la nature du sol et peuvent provoquer des altérations de la composition primaire. HILL (1980), BEHRENSMEYER (1975, 1978), KORTH (1979) signalent tous les types de dommages causés aux os soit par l'érosion, soit par les prédateurs. Tous les stades de destruction des os des carcasses exposées pendant plusieurs années en milieu semi-aride au Parc d'Amboseli (Kenya) ont été décrits par BEHRENSMEYER (1978). Tandis que HILL (1980) étudiait les craquelures, fractures, écaillements observés sur ces os et les traces de mastication, marques des dents des carnivores. Cependant, peu de données sont à présent disponibles pour les os de micromammifères pour la raison que ceux-ci ne restent pas longtemps exposés à la surface du sol car ils subissent une décomposition très rapide. Selon KORTH (1979), il faut huit jours en moyenne, au Nebraska, en été, à l'air libre, pour obtenir l'os sec sans muscles ni ligaments d'une musaraigne ou d'une souris.

Il faut, de plus, tenir compte des altérations survenant pendant l'enfouissement qui sont dues à la bioturbation et à la diagénèse. Celles-ci peuvent être responsables de la destruction mais également parfois de la consolidation (perminéralisation) des os dans le sol (BEHRENSMEYER, 1975).

Enfin, une altération importante est liée aux méthodes de collecte et de dégagement des fossiles. Du fait de leur petite taille, certains os peuvent être ignorés ou négligés. Les effets des attaques acides, du brossage, du grattage des surfaces osseuses d'os crâniens d'Hominidés ont été observés au MEB par BROMAGE (1984). Aucun auteur ne s'est intéressé, semble-t-il, à ces effets sur les os de microvertébrés. Le tamisage, s'il permet de concentrer mécaniquement les restes de microvertébrés et d'augmenter leurs chances de récoltes, modifie les proportions du taux de fragmentation dans des conditions qui mériteraient un travail plus approfondi.

## 2. Résultats préliminaires

Avant tout travail, une première approche de certains phénomènes de fracturation et d'altération mécanique des os a été entreprise. Sur un fémur de rongeur rompu en deux, les deux faces de la cassure montrent des bords irrégulièrement découpés, d'aspect rugueux ; des petits chevrons d'os lamellaire sont détachés de la surface. Le plan de la cassure est oblique, les couches d'os spongieux, plus tendres, sont creusées (pl. VIII, 1 et 2). Ensuite, la surface de l'os a été rayée à l'aide d'une pointe métallique. La simple action de striation montre une suite de stries parallèles et de craquelures perpendiculaires au sens de la strie (pl. VIII, 4, 8). Ces dernières ont la même orientation que la structure de l'os, qui est d'ailleurs totalement effacée dans la région affectée. Une action de raclage avec une lame métallique donne des petites lamelles d'os compact en train de s'écarter (pl. VIII, 5). La superposition des deux types de stries montre la superposition des deux types de figures (pl. VIII, 6, 7). Les traces susceptibles d'être laissées au dégagement sont donc tout à fait reconnaissables.

L'étude détaillée de tous ces phénomènes par des voies expérimentales (simulation, abrasion dans des chenaux fluviatiles, simulation de digestion par les acides et les enzymes) et de manière statistique devrait permettre d'estimer les différents biais, intervenus lors du processus de fossilisation d'une concentration primaire de microvertébrés, ainsi que l'ordre dans lequel ils se sont succédé.

## CONCLUSIONS

L'analyse des travaux consacrés à la taphonomie des micromammifères actuels a ainsi permis de dégager une nouvelle méthodologie d'étude des concentrations de microvertébrés. Elle préconise, outre l'emploi simultané des méthodes développées et utilisées auparavant indépendamment par différents auteurs, l'étude détaillée, par des techniques variées, d'aspects nouveaux jusqu'ici peu exploités tant sur le plan qualitatif que quantitatif, en particulier :

— la **représentation** des éléments squelettiques et des constituants fauniques — traitée par le comptage des fréquences, le calcul des pourcentages et l'établissement des profils de représentation — a été développée et généralisée à partir de la méthode de DODSON & WEXLAR (1979) ;

— la **fragmentation**, mise en évidence par le calcul des pourcentages et le dessin des profils des éléments osseux retrouvés intacts, toujours selon la méthode de DODSON & WEXLAR (1979), a été complétée par le comptage et la définition des fréquences des sites et types de cassures préférentiels spécifiques du crâne et des mandibules ;

— l'**abrasion**, dont l'étude a été abordée pour la première fois de manière détaillée dans ce travail, est développée par l'examen des épiphyses, cassures, diaphyses, émail des dents, grâce au MEB.

Un premier test de cette méthodologie, effectué sur l'assemblage de microvertébrés du Botswana, s'est avéré positif puisqu'il a permis de conclure qu'il s'agit d'un assemblage de pelotes régurgitées d'un rapace nocturne de taille moyenne, *Tyto alba* ou peut-être *T. capensis*. Cette étude montre, par rapport à celles des auteurs précédents, qu'il est possible d'améliorer leurs méthodes puisque, pour la première fois semble-t-il, des critères quantitatifs de reconnaissance de l'origine d'une concentration de microvertébrés (tabl. XI) ont pu être obtenus. De plus, l'application de cette méthode à un assemblage provenant d'une sédimentocénose (gisements mio-pliocènes d'Amama II et III, Algérie), par l'observation au MEB des surfaces osseuses, a permis de dégager des caractéristiques nouvelles pour ce type de concentration. Enfin, l'importance de l'examen de l'abrasion semble confirmée par des essais préliminaires d'altérations artificielles, qui s'avèrent riches en possibilités futures et donnent, d'ores et déjà, des résultats qualitatifs intéressants.

Tous les exemples ainsi traités ont donc donné des résultats concluants puisque des critères qualitatifs et quantitatifs de reconnaissance de l'origine et du type de concentration d'un assemblage de microvertébrés (tabl. XI) ont pu être reconnus et définis. Ils démontrent aussi qu'une bonne connaissance des phénomènes actuels est indispensable pour obtenir des données de référence. Enfin, ils font ressortir que, dès maintenant, cette méthodologie semble pouvoir être appliquée avec succès à l'étude de n'importe quel type d'assemblage de microvertébrés actuels, ce qui permet d'envisager dès lors son application aux assemblages de microfossiles.

Elle demande néanmoins à être perfectionnée tant sur le plan qualitatif que quantitatif. Ainsi, du point de vue de la représentation et de la fragmentation, la recherche des critères quantitatifs peut être améliorée au moyen du comptage systématique des pourcentages pour de grands échantillons statistiquement significatifs, afin de définir les intervalles de variation

TABLEAU XI. — Récapitulatif des critères qualitatifs et quantitatifs de reconnaissance des types principaux (les plus fréquemment rencontrés) d'accumulation de microvertébrés.

COPROCÉNOSE	SÉDIMENTOCÉNOSE
— Tous les os ou presque tous les os d'un squelette ont une fréquence de représentation élevée, plus particulièrement les os longs des membres et les mandibules.	— Certains os sont absents et d'autres sont sur-représentés ; chaque type d'assemblage entrant dans l'une des catégories de VOORHIES.
— Taille limitée des proies en fonction du prédateur.	— Taille limitée des éléments squelettiques en fonction de la vitesse du courant.
— Animaux nocturnes majoritaires.	— Équivalent quartz du sédiment correspondant à la taille des os recueillis.
<b>Pelotes de rapaces nocturnes</b>	<b>Déjections de carnivores</b>
— Forte proportion de crânes ou les os sont assemblés, certains sont pratiquement complets (ne manquent que le nasal ou les arcades zygomaticques).	— Absence d'éléments crâniens assemblés (que des os isolés à bords anguleux).
— Prédominance de fragments antérieurs de crânes cassés au niveau de la suture fronto-pariétale (C1).	
— Pourcentage de représentation moyen de 74,8 (57,3-85,2 %).	— Pourcentage de représentation moyen de 42,4 (28-68,4 %).
— Pourcentage moyen des os retrouvés intacts de 47,8 (19,7-72 %).	— Pourcentage moyen des os retrouvés intacts 17,7 (0-42,8).
— Fréquences de représentation des mandibules, os longs, crânes, supérieures à 60 %.	— Fréquences supérieures à 16 % mais pouvant atteindre des taux supérieurs à 60 %.
— Émail des dents lisse et brillant.	
— Usure profonde, os spongieux dégagé même sur les dia-physes, taille faible des aréoles. Stries fines.	— Usure variable pour un même os, une extrémité intacte l'autre laisse entrevoir l'os spongieux.

maximaux des paramètres caractéristiques de chaque type d'accumulation. Ceci préfigure le développement ultérieur d'un système informatique (type système expert) capable, à partir des limites de variation des critères quantitatifs de référence tous définis de manière identique, de diagnostiquer rapidement le type et l'origine d'une accumulation fossile. Ces systèmes étant aussi capables de traiter les données qualitatives, il convient donc de développer dès à présent la recherche des critères qualitatifs de référence, et plus particulièrement ceux obtenus à partir de l'étude de l'abrasion des surfaces osseuses. Ceci ne sera possible que par des études microstructurales poussées de phénomènes expérimentaux ou des analyses complémentaires de cas actuels non douteux. En effet, avant d'être capable de reconnaître les différentes phases de concentration et d'altération successives présidant à la formation des assemblages fossiles, il faut pouvoir distinguer les modifications de structures et de composition chimique des os dues à la digestion de celles introduites par la diagénèse (attaques bactériennes, enzymatiques, acides) ou par les manipulations liées au désenfouissement des pièces osseuses lors des fouilles paléontologiques (consolidation, nettoyage, tamisage...). Pour cela, des simulations visant à recréer expérimentalement les conditions physico-chimiques de ces différents types de situation (pH, température, durée variable) seront entreprises. Les effets de ces traitements sur les surfaces osseuses seront examinés grâce au MEB et comparés à des éléments tirés d'assemblages actuels dont les conditions de conservation sont connues exactement, ainsi qu'à des éléments provenant d'assemblages fossiles de référence comme les gisements plio-pleistocènes d'Olduvai, Laetoli (Tanzanie, Afrique de l'Est) et de Ternifine (Tighennif, Algérie).

L'étude de tous les cas possibles de conservation ou d'altération des éléments osseux devrait alors permettre de définir très précisément les limites du champ d'application de cette méthode et de la rendre applicable directement à tous les types de gisements fossiles.

### Remerciements

Mes plus vifs remerciements vont au Dr Vétérinaire R. SEITRE qui a récolté avec le plus grand soin le lot des pelotes de régurgitation du Botswana ; à F. PETTER, Sous-Directeur au Laboratoire des Mammifères et Oiseaux (Muséum national d'Histoire naturelle), qui a eu l'extrême obligeance de me confier ce matériel et qui m'a prodigué de nombreux encouragements pour mener à bien ce travail ; au Pr J. J. JAEGER, Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés (Université Paris 6), qui a relu ce manuscrit ; à Y. DAUPHIN, Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés (Université Paris 6), qui a effectué les prises de vues MEB (marque JEOL J.S.M. S1), pour ses nombreux conseils et suggestions ; à C. ABRIAL (U.A. 720 du CNRS) pour le tirage des photographies. Je dois également ma reconnaissance à R. AMEUR (Faculté des Sciences, Oran), qui a généreusement mis à ma disposition le matériel d'Amama II et III (Algérie).

### ANNEXE

Équations permettant de calculer l'équivalent hydraulique des grains de quartz à partir des éléments différents d'une faune.

*Équation 1 (BEHRENSMEYER, 1975)*

$$dq = \frac{(rb - 1) \times db}{1,65}$$

$db$  = diamètre de l'os ( $db = 1,91 \times \text{volume}$ ) ;  $rb$  = densité de l'os ;  $dq$  = diamètre du quartz équivalent.

La forme de l'os peut influencer de  $\pm 15\%$  les résultats. BEHRENSMEYER (1975) donne quelques calculs de densité, de volume d'os et de diamètre équivalent (tabl. III) ; ainsi une molaire de cheval a un  $dq$  égal à 8,6 mm contre 10,1 mm pour un axis de Bovidé par exemple.

*Équation 2* (BEHRENSMEYER, 1975)

$$dq = \frac{2 \cdot (Vs)^2}{4/3 g (rq - 1)}$$

$Vs$  = vitesse de chute d'un os obtenue expérimentalement ;  $rq$  = densité du quartz (2,65) ;  $g = 980 \text{ cm/s}^2$ .

$$dq = 0,000928 Vs^2$$

*Équation 3* (KORTH, 1979)

$$dq = \frac{0,000928 \times Af}{Ke}$$

$Af$  = surface du foramen magnum de l'individu en  $\text{cm}^2$  ;  $Ke$  = vitesse de chute expérimentalement définie (cf. tables données par KORTH, 1979).

*Équation 4* (DENYS, 1983)

Recherche d'une équation permettant de calculer  $dq$  en fonction de la taille des M1 ou des M2 : La figure 5 et le tableau XII montrent la relation linéaire existant entre le poids d'un animal (P) et la vitesse expérimentale de chute (Ke) de sa mandibule. Celle-ci est exprimée par l'équation suivante :

$$\log P = 4,7 \log Ke - 3,35$$

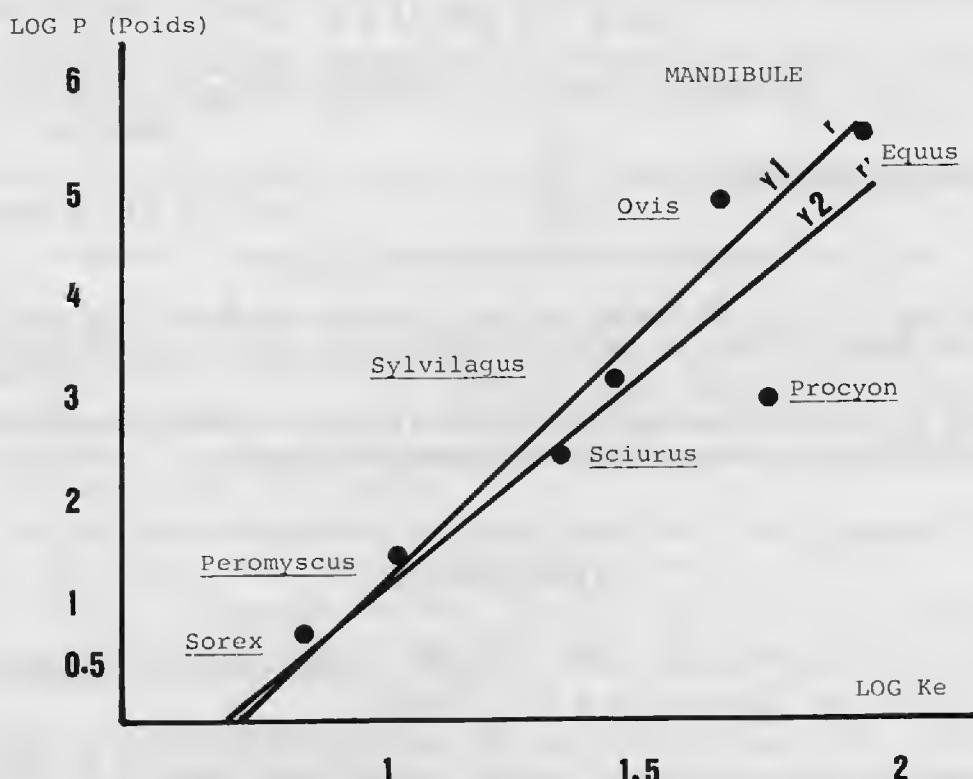


FIG. 5. — Diagramme de répartition montrant la forte corrélation entre la vitesse de chute (Ke) de la mandibule et le poids (P) de différents vertébrés exprimés en Log. (Si on inclut le genre *Procyon* dans le calcul, on obtient un coefficient de corrélation  $r'$  de 0,91, sinon  $r = 0,98$  ;  $y_1$  et  $y_2$  sont les deux droites de régression pour  $r$  et  $r'$ .)

TABLEAU XII. — Vitesse expérimentale de chute (Ke) de la mandibule de quelques mammifères (d'après KORTH, 1979) et poids moyen (P) de ces animaux (GRZIMEK & FONTAINE, 1971).

GENRE	Ke	Log Ke	P	Log P
<i>Sorex</i>	7,0	0,85	7 g	0,85
<i>Procyon</i>	56,6	1,75	1 200 g	3,08
<i>Peromyscus</i>	10,5	1,02	33 g	1,52
<i>Sciurus</i>	24,2	1,38	350 g	2,54
<i>Sylvilagus</i>	28,6	1,46	2 000 g	3,30
<i>Ovis</i>	48,3	1,68	100 kg	5,00
<i>Equus</i>	83,7	1,92	500 kg	5,70

Comme GINGERICH (1977), à la suite de GOULD (1975), démontre qu'il existe une forte corrélation entre le poids d'un mammifère et la taille de ses M1 ( $r = 0,99$ ), la formule précédente devient alors :

$$\text{Log } P = c \text{Log } \text{SM1} + d$$

$$\text{d'où : Log Ke} = \frac{c \text{Log } \text{SM1} + d + 3,35}{4,7}$$

c et d constantes encore inconnues de cette équation.

Selon GINGERICH (1976), ce sont les M1 qui sont les dents les moins variables de la mandibule du fait de leur position médiane. Pour les Muridés les M2 semblent mieux adaptées car elles possèdent le plus faible coefficient de variation.

Il est de plus bien connu que le poids d'un animal se corrèle avec sa taille, soit l'équation :

$$\text{Log } P = e \text{Log } Af + g$$

$$\text{ou encore : Log Af} = \frac{c \text{Log } \text{SM1} + d - g}{e}$$

$$\text{Comme, d'après KORTH (1979), Vs} = \sqrt{\frac{Af}{Ke}}$$

$$\text{Log Vs} = 1/2 (\text{Log Af} - \text{Log Ke})$$

En remplaçant Log Af et Log Ke donnés par les équations précédentes il est alors possible d'obtenir une relation qui donnera la vitesse de chute en fonction de la surface des M1 et le diamètre équivalent du grain de quartz correspondant selon l'équation 2.

Pour l'instant il n'y a pas de données expérimentales assez nombreuses pour connaître avec précision les valeurs des différentes constantes pour les faunes de rongeurs.

## RÉFÉRENCES

- ANDREWS, P., & E. M. NESBIT-EVANS, 1983. — Small mammal bones accumulation produced by mammalian carnivores. *Paleobiology*, 9 (3) : 289-307.
- AVERY, D. M., 1982. — Micromammals as paleoenvironmental indicators and an interpretation of the Late Quaternary in the southern Cape Province, South Africa. *Ann. S. Afr. Mus.*, 85 (2) : 183-374.
- BEHRENSMEYER, A. K., 1975. — The taphonomy and paleoecology of Plio-Pleistocene vertebrate assemblages east of Lake Rudolf, Kenya. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, 146 : 473-578.

- 1978. — Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology*, **4** : 150-162.
- BEHRENSMEYER, A. K., & D. DECHANT BOAZ, 1980. — The recent bones of Amboseli Park, Kenya, in relation to East African paleoecology. In : A. K. BEHRENSMEYER, and A. HILL Eds., *Fossils in the making*. Univ. Chicago Press. Chicago and London : 72-93.
- BRAIN, C. K., 1967. — Bone weathering and the problem of bone pseudo-tools. *S. Afr. J. Sci.*, **63** (3) : 97-99.
- 1980. — Some criteria for the recognition of bone collecting agencies in African caves. In : *Fossils in the making (op. cit.)* : 107-130.
- BROMAGE, T. C., 1984. — Interpretation of scanning electron microscopic images of abraded forming bone surfaces. *Am. J. Phys. Anthropol.*, **64** (2) : 161-179.
- CHALINE, J., & P. MEIN, 1979. — Les rongeurs et l'évolution. Doin Ed., Paris, 235 p.
- CHITTY, D., 1938. — A laboratory study of pellet formation in the short-eared owl (*Asio flammeus*). *Proc. Zool. Soc. Lond.*, **108A** : 271-287.
- CLARK, J., J. R. BEERBOWER & K. K. KIETZE, 1967. — Oligocene sedimentation stratigraphy and paleoecology and paleoclimatology in the Big Badlands of South Dakota. *Fieldiana, Geol.*, **5** : 158 p.
- DAVIS, D. H. S., 1959. — The owl's contribution to ecology and paleoecology. Proc. of the first Pan-African Ornithological congress. *Ostrich*, suppl. n° 3 : 144-153.
- 1968. — Notes on some small mammals in the Kalahari Gemsbok National Park, with special references to those preyed upon by owls. *Koedoe*, **1** : 184-188.
- DELANY, M. J., & D. C. D. HAPPOLD, 1979. — Ecology of African mammals. Longman ed., London, New York, 434 p.
- DENYS, C., 1983. — Les rongeurs du Pliocène de Laetoli (Tanzanie) : évolution, paleoécologie et paleobiogéographie. Approche qualitative et quantitative. Thèse 3<sup>e</sup> cycle (non publiée). Univ. P. M. Curie, Paris VI, 595 p.
- DIEFFENBACH, C. O., 1975. — Gastric function in *Caiman crocodilus* (Crocodylia, Reptilia). 1. — Rate of gastric digestion and gastric motility as a function of temperature. *Comp. Biochem. Physiol.*, (A), **51** (2) : 259-265.
- DODSON, P., 1973. — The significance of small bones in paleoecological interpretation. *Contr. Geol. Univ. Wyoming.*, **12** : 15-19.
- DODSON, P., & D. WEXLAR, 1979. — Taphonomic investigations of owl pellets. *Paleobiology*, **5** : 275-284.
- DUKE, G. E., A. JEGERS, G. LOFF, O. A. EVANSON, 1975. — Gastric digestion in some raptors. *Comp. Biochem. Physiol.*, (A), **50** (4) : 649-656.
- FISCHER, D. C., 1981 a. — Mode of preservation of the Shotgun local fauna (Paleocene, Wyoming) and its implication for the taphonomy of a microvertebrate concentration. *Contr. Mus. Paleont. Univ. Mich.*, **25** (12) : 247-257.
- 1981 b. — Taphonomic interpretation of enamel-less teeth in the Shotgun local fauna (Paleocene, Wyoming). *Contr. Mus. Paleont. Univ. Mich.*, **25** (13) : 259-275.
- GINGERICH, P. D., 1977. — Correlation of tooth size and body size in living Hominoid Primates, with a note on relative brain size in *Australopithecus* and *Proconsul*. *Am. J. Phys. Anthropol.*, **47** (3) : 395-398.
- GOULD, S. J., 1975. — On the scaling of tooth size in mammals. *Am. zool.*, **15** : 351-362.
- GRIMM, R. J., & W. M. WHITEHOUSE, 1963. — Pellet formation in a great horned owl (*Bubo virginianus*) : a roentgenographic study. *Auk*, **80** : 301-306.
- GRZIMEK, B., & M. FONTAINE, 1971. — Le monde animal en 13 volumes. Encyclopédie de la vie des bêtes. Stauffaxher, S.A. Eds. **11** (2).

- HILL, A., 1976. — On carnivore and weathering damage to bone. *Curr. Anthropol.*, 17 (2) : 355-356.
- 1980. — Early post-mortem damage to the remains of some contemporary East African Mammals. In : A. K. BEHRENSMEYER, & A. HILL, Eds, *Fossils in the making*. Univ. Chicago Press, Chicago and London : 131-152.
- JAEGER, J. J.: 1979. — Les faunes de rongeurs et de Lagomorphes du Pliocène d'Afrique orientale. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 7, 21 (3) : 301-308.
- KORTH, W. W., 1979. — Taphonomy of microvertebrate fossil assemblages. *Ann. Carnegie Mus.*, Nat. Hist., 48 : 235-285.
- MAHYEW, D. F., 1977. — Avian predators as accumulators of fossil mammal materials. *Boreas*, 6 : 25-31.
- MELLETT, J. S., 1974. — Scatological origin of microvertebrates fossil accumulations. *Science*, 185 : 347-350.
- MISONNE, X., & J. VERSCHUREN, 1966. — Les rongeurs et Lagomorphes de la région du parc national du Serengeti (Tanzanie). *Mammalia*, 30 (4) : 517-537.
- NEL, J. A. J., 1969. — The prey of owls in the Namib desert. 1 — The spotted Eagle owl, *Bubo africanus* at Sossus Vlei. *Sci. Pap. Namib Desert Res. Sta.*, 4 : 37-58.
- NEL, J. A. J., & H. NOLTE, 1965. — Notes on the prey of owls in the Kalahari Gemsbok National Park, with special reference to the small mammals. *Koedoe*, 8 : 75-81.
- NEL, J. A. J., & I. L. RAUTENBACH, 1975. — Habitat use and community structure of rodents in the southern Kalahari. *Mammalia*, 39 (1) : 9-29.
- PAYNE, J. E., 1965. — Summer carion study of the baby pig, *Sus scrofa*. *Ecology*, 46 (5) : 592-602.
- RADINSKY, L., 1965. — Relative brain size : a new measure. *Science*, 155 : 836-838.
- RACZYNSKI, J., & A. L. RUPRECHT, 1974. — The effect of digestion on the osteological composition of owl pellets. *Acta ornithol.*, 14 : 25-38.
- SHIPMAN, P., 1975. — Implications of drought for vertebrate fossil assemblages. *Nature*, 257 : 667-668.
- 1981. — Applications of scanning electron microscopy to taphonomic problems. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 376 : 357-386.
- SHIPMAN, P., & A. WALKER, 1980. — Bone-collecting by harvesting ants. *Paleobiology*, 6 (4) : 496-502.
- SMITHERS, R. H. N., 1971. — The mammals of Botswana. National Museum of Rhodesia, Salisbury.
- SMITHERS, R. H. N., & V. J. WILSON, 1979. — Check list and atlas of the mammals of Zimbabwe Rhodesia. Trustees Nat. Mus. Monuments. Salisbury, Zimbabwe Rhodesia. Mus. Memoir N° 9.
- STUART, C. T., 1977. — Analysis of *Felis lybica* and *Genetta genetta* scats from the central Namib desert, South West Africa. *Zool. Africa*, 12 : 239-242.
- SUTCLIFFE, A. J., 1970. — Spotted hyaena : crusher, gnawer, digestor and collector of bones. *Nature*, 227 : 1110-1113.
- VERNON, C. J., 1972. — An analysis of owl pellets collected in southern Africa. *Ostrich*, 43 : 109-124.
- VOORHIES, M., 1969. — Taphonomy and Population dynamics of an early Pliocene vertebrate fauna Knox County Nebraska. *Contr. Geol.*, sp. Paper 1, Laramie, Wyoming, Univ. Wyoming Press.
- WESTERN, D., 1980. — Linking the ecology of past and present mammal communities. In : A. K. BEHRENSMEYER, & A. HILL Eds, *Fossils in the making*. Univ. Chicago Press, Chicago and London : 41-54.
- WILSON, F. H., & P. N. NIOSI, 1961. — Some observations on gastric digestion in the horned owl. *Amer. zool.*, 1 : 399.



PLANCHE I

*Os frais de rongeurs actuels*

- 1 — Cassure artificielle transversale d'un os long de rongeur actuel. Vue d'ensemble montrant l'os spongieux ( $\times 180$ ).
- 2 — Extrémité proximale de fémur non traité de souris actuelle ( $\times 18$ ). Noter la différence de structure de l'os spongieux décapé sur l'épiphyse et l'os compact lisse sur le sommet de la diaphyse.
- 3 — Tête de fémur, détail de la photo précédente ( $\times 42$ ) montrant la structure spongieuse, fragment d'os compact non enlevé.
- 4 — Tête d'humérus fraîche non traitée de souris actuelle ( $\times 28$ ). Noter l'aspect mou de la surface encore recouverte de matière organique.
- 5 — Tête proximale d'humérus avant traitement de mulot actuel ( $\times 25$ ).
- 6 — Tête de fémur d'os frais d'une troisième souris actuelle ( $\times 42$ ).
- 7 — Extrémité distale de fémur montrant des restes de matière organique, dans le creux de l'épiphyse une structure ondulée mais pas de structure spongieuse visible, souris actuelle ( $\times 42$ ).
- 8 — Extrémité distale de fémur d'une autre souris actuelle montrant la structure spongieuse ( $\times 42$ ).
- 9 — Extrémité distale d'humérus de mulot actuel, os compact non décapé ( $\times 42$ ).



1



2



3



4



5



6



7



8



9

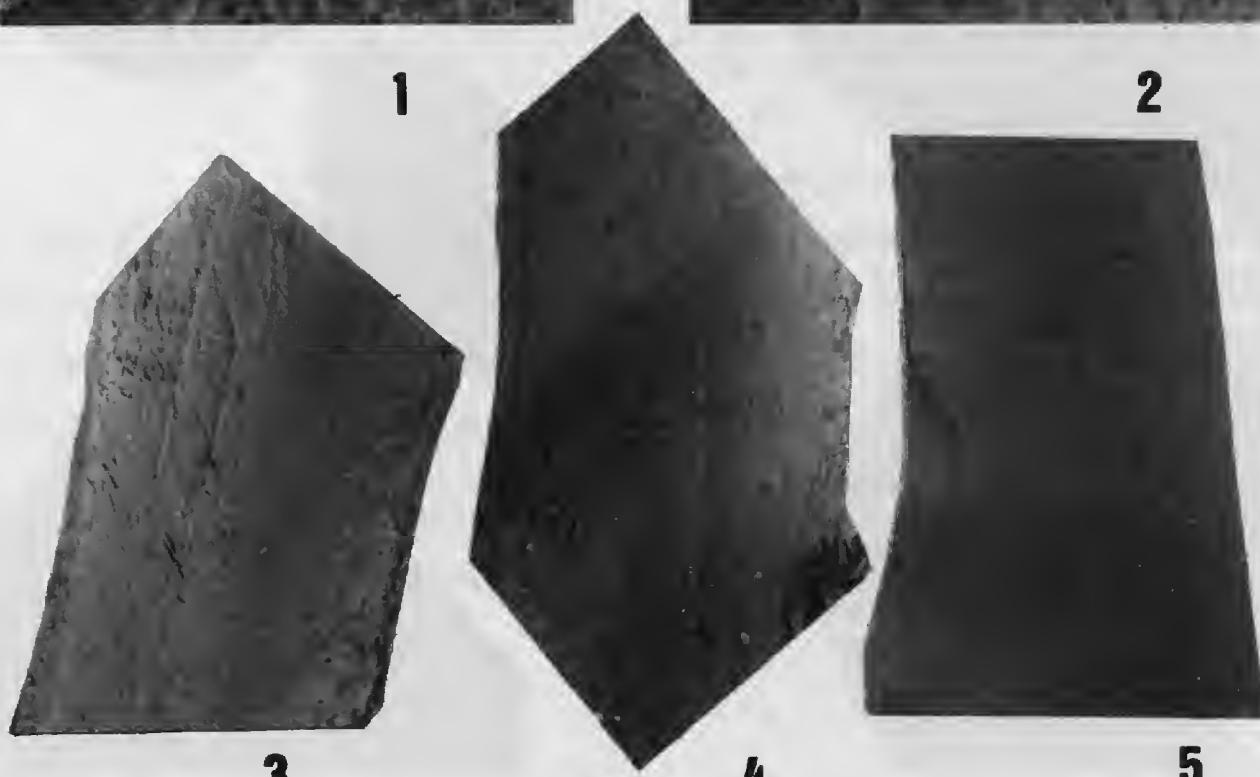
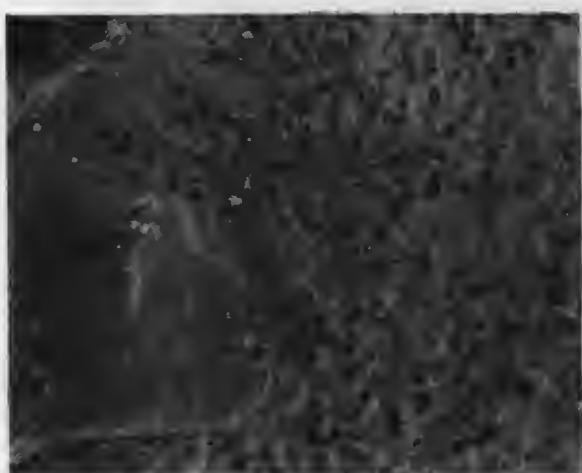
PLANCHE I



PLANCHE II

*Os frais de rongeurs actuels*

- 1 — Tête de fémur, détail de la photo 3, planche I ( $\times 120$ ). Fort relief de monticules percés d'un trou, lamelles d'os compact non encore décapées montrant une structure ondulée.
- 2 — Détail tête de fémur de souris actuelle, même légende que la photo précédente ( $\times 120$ ).
- 3 — Diaphyse d'une autre souris actuelle ( $\times 42$ ).
- 4 — Diaphyse de fémur, même souris que photo 2 de cette planche montrant l'os lisse compact ( $\times 42$ ).
- 5 — Diaphyse d'humérus de mulot actuel ( $\times 42$ ).
- 6 — Détail de diaphyse de fémur de souris actuelle, début d'érosion ( $\times 120$ ).
- 7 — Surface de la diaphyse de fémur d'une autre souris, sans usure ( $\times 120$ ).



6

7

PLANCHE II



PLANCHE III

*Pelotes de régurgitation du Botswana et de France*

- 1 — Extrémité distale de fémur provenant d'une pelote de France ( $\times 90$ ). Noter l'aspect de la structure haversienne mise à nu, les monticules peu élevés et les aréoles percées d'un trou.
- 2 — Extrémité distale d'humérus d'une pelote de France ( $\times 90$ ) montrant des craquelures en mosaïque sur l'os spongieux.
- 3 — Partie antérieure d'une mandibule de Muridae ( $\times 42$ ), le foramen antérieur est entouré d'une zone altérée montrant la structure interne de l'os. Pelote du Botswana.
- 4 — Extrémité proximale de métapode de rongeur ( $\times 120$ ), pelote du Botswana, début de structure spongieuse.
- 5 — Tête de fémur provenant d'une pelote de France ( $\times 60$ ).
- 6 — Extrémité proximale de fémur ( $\times 84$ ), tête abrasée, os spongieux visible, trous à la limite avec la diaphyse, surface relativement lisse mais irrégulièrement érodée.
- 7 — Extrémité distale de métapode ( $\times 63$ ), pelote du Botswana. Craquelures en mosaïques sur la surface articulaire, os montrant la structure spongieuse.

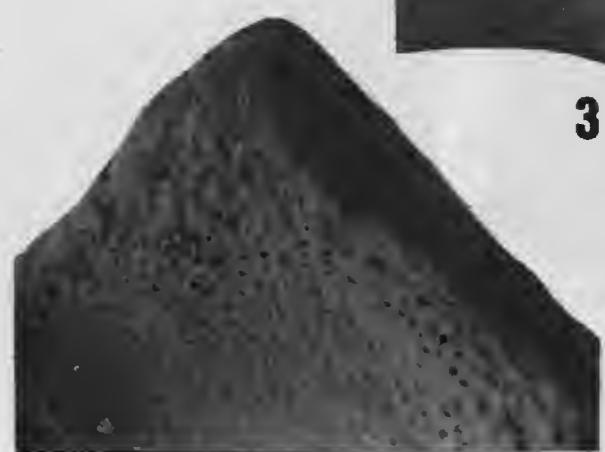


PLANCHE III



PLANCHE IV

*Pelotes de rapaces nocturnes du Botswana et de Tanzanie*

- 1 — Surface articulaire craquelée de métapode, pelote du Botswana ( $\times 120$ ).
- 2 — Apophyse coronoïde d'une mandibule de Muridae du Botswana ( $\times 600$ ).
- 3 — Extrémité distale d'humérus montrant des résidus en forme d'écailles des couches supérieures d'os spongieux décapé lors de la digestion, pelotes du Botswana ( $\times 150$ ).
- 4 — Tête articulaire d'humérus toute érodée le long de la crête ( $\times 50$ ), pelote du Botswana.
- 5 — Apophyse coronoïde d'une mandibule de Muridae ( $\times 180$ ), pelote du Botswana.
- 6 — Stries sur diaphyse de métapode, pelote du Botswana ( $\times 100$ ).
- 7 — Fissure laissant apercevoir une autre couche d'os compact lamellaire sur la surface d'une mandibule provenant d'une pelote de Tanzanie ( $\times 600$ ).
- 8 — Même légende que photo 7 ( $\times 180$ ).
- 9 — Détail de la surface du métapode d'une pelote du Botswana. Os compact lisse craquelé, début de structure spongieuse ( $\times 50$ ).



1



2



3



4



5



6



7



8



9

PLANCHE IV



PLANCHE V

*Pelotes de rapaces nocturnes du Botswana et de Tanzanie*

- 1 —  $M_1$  de Muridae d'une pelote du Botswana montrant l'émail lisse de la couronne et la dentine craquelée des racines ( $\times 52$ ).
- 2 — Émail craquelé sous une  $M_1$  de Muridae, pelote du Botswana ( $\times 42$ ).
- 3 —  $M_1$  de Muridae provenant d'une pelote du Botswana ; l'émail est lisse ( $\times 48$ ).
- 4 — Craquelures transversales à la base de la couronne de la  $M_1$  de Muridae du Botswana ( $\times 120$ ) (détail de la photo 1).
- 5 — Émail craquelé le long de la  $M_1$  ( $\times 120$ ) (détail de la photo 2).
- 6 — Aspect lisse de la surface de la mandibule d'un Muridae d'une pelote de Tanzanie montrant les foramens vasculaires bouchés de sédiment ( $\times 60$ ).
- 7 — Cassure à aspect « feuilletté » d'une apophyse angulaire avec les canaux de Havers apparents, mandibule d'une pelote du Botswana ( $\times 120$ ).



1



2



3



4



5



6



7

PLANCHE V



PLANCHE VI

*Gisement fluviatile d'Amama II*

- 1 — Extrémité de métapode d'os long montrant une structure spongieuse très érodée, les monticules sont aplatis, lisses et les aréoles larges non percées d'un trou ; des cupules sont visibles sur la diaphyse.
- 2 — Autre extrémité de ce même os montrant le même type d'usure que la photo 1 ; noter l'existence de surfaces lisses d'os compact encore préservé ( $\times 50$ ).
- 3 — Tête de fémur, vue d'ensemble ( $\times 10$ ).
- 4 — Os indéterminé, cupules d'érosion, surface lisse ( $\times 18$ ).
- 5 — Détail de l'os de la photo 7 montrant une cassure à bord très arrondi et lisse ( $\times 120$ ).
- 6 — Fragment d'os long indéterminé montrant des cupules d'érosion transversales, des enlèvements de lamelles osseuses au niveau de la cassure ; ces dernières pourraient être postérieures à l'érosion due au transport par l'eau car la cassure a des bords tranchants et anguleux par opposition à la photo 5 où ils sont lisses et émoussés ( $\times 12$ ).
- 7 — Fragment d'os long indéterminé. Bord très arrondi et surface lisse ( $\times 42$ ).
- 8 — Détail d'une dépression transversale du sommet de la photo 6 ( $\times 120$ ).

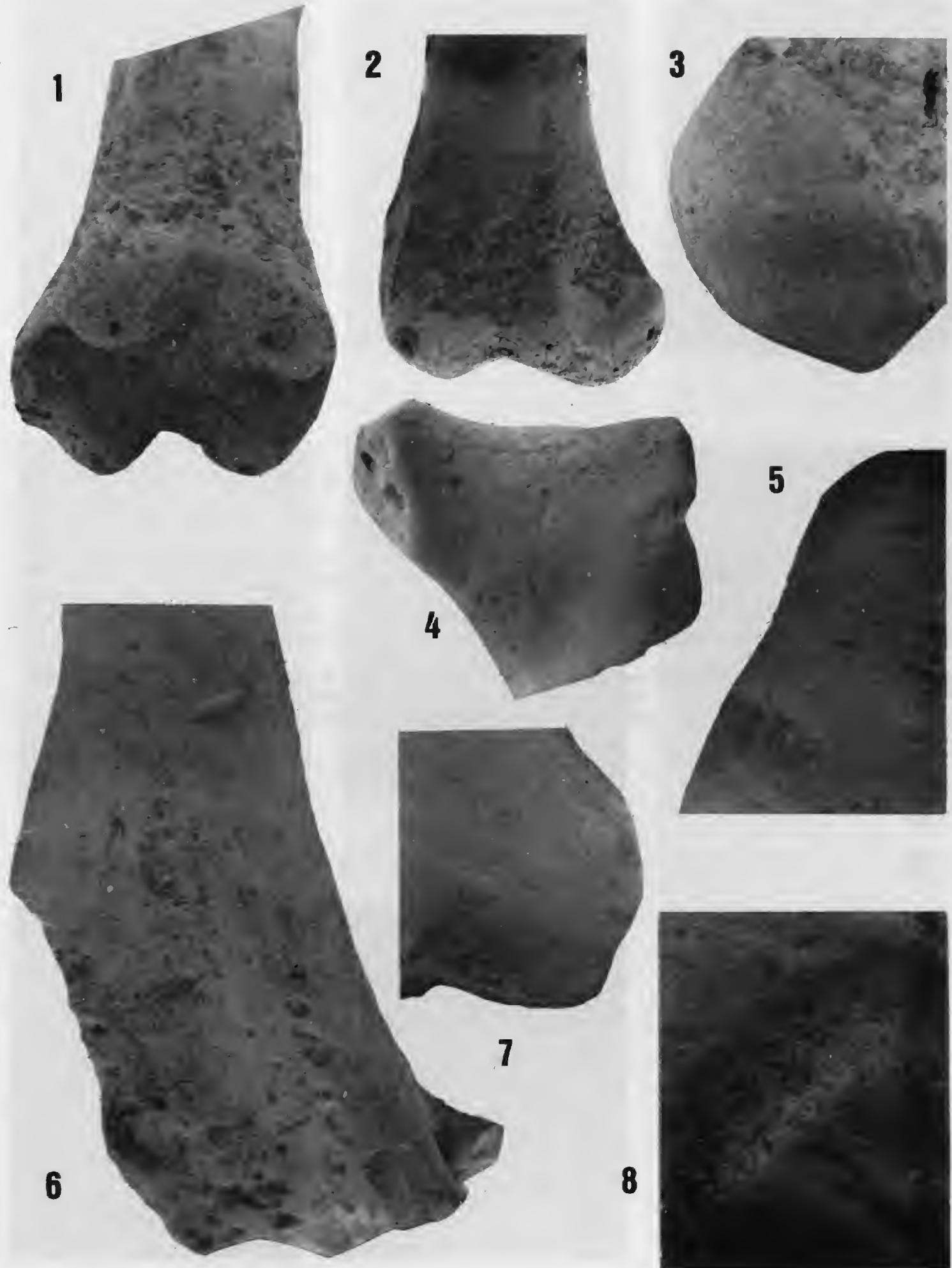


PLANCHE VI

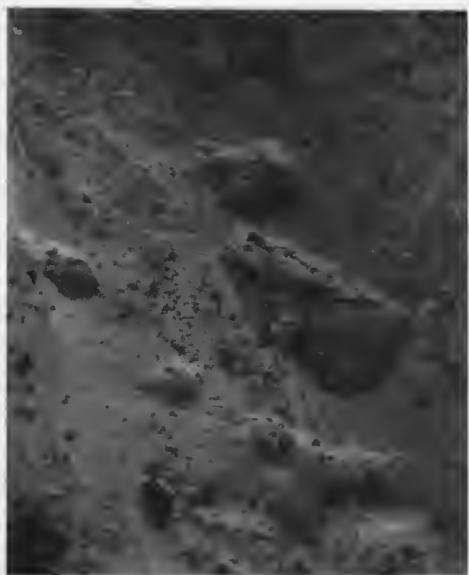


PLANCHE VII

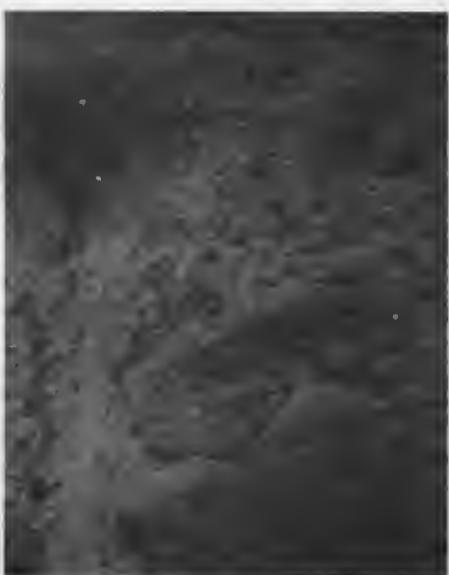
*Gisements fluviaires d'Amama II et III*

- 1 — Détail d'une cupule sur l'os long indéterminé de la photo 6, pl. VI. Pas de structure spongieuse vraiment visible ( $\times 32$ ).
- 2 — Extrémité distale d'humérus grossie ( $\times 60$ ), os lisse avec traces d'anciennes desquamations, Amama II.
- 3 — Bord lisse d'os indéterminé, pas de structure apparente ( $\times 120$ ), Amama II.
- 4 — Fragment d'os long indéterminé, surface lisse ( $\times 120$ ), Amama II.
- 5 — Extrémité distale de métapode, détail de la photo 1, pl. VI ( $\times 120$ ), Amama II.
- 6 — Extrémité distale d'humérus, plaque de desquamation, os compact lisse, début de structure spongieuse ( $\times 120$ ), Amama II.
- 7 — Facette articulaire proximale de métapode, surface ondulée de l'os compact lisse ( $\times 180$ ), Amama III.
- 8 — Larges stries à la surface lisse, sans structure apparente, d'un os indéterminé ( $\times 180$ ), Amama III.
- 9 — Surface d'os indéterminé, avec une cupule d'érosion large à bords ondulés, pas de structure visible au fond ( $\times 180$ ).





1



2



3



4



5



6

7

8



PLANCHE VII

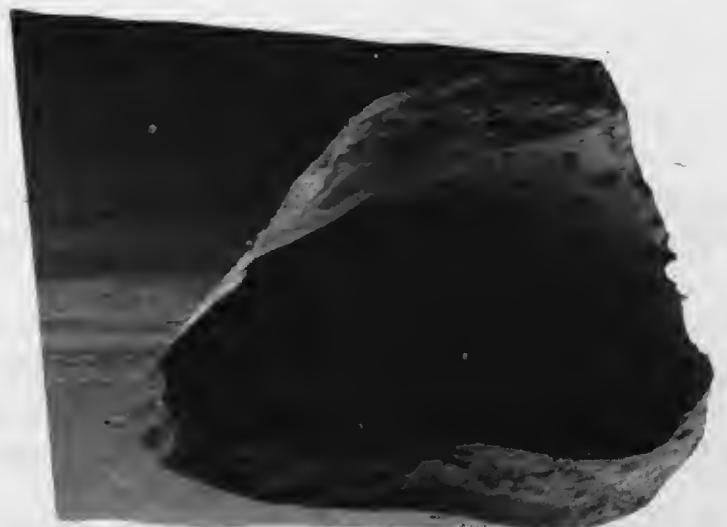


PLANCHE VIII  
*Cassures, striations artificielles*

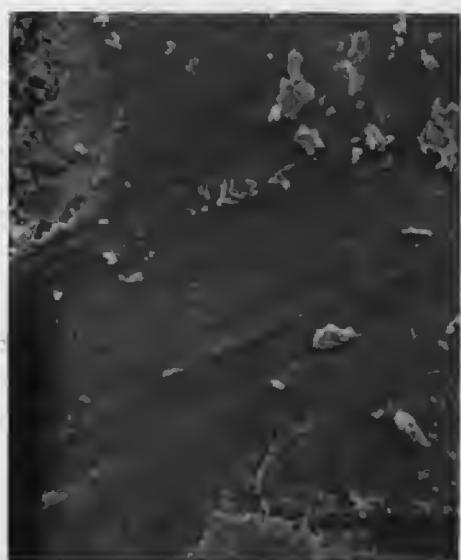
- 1 — Vue d'ensemble d'une cassure artificielle sur un fémur de rongeur actuel (noter l'aspect anguleux et irrégulier de la cassure) ( $\times 27$ ).
- 2 — Autre face de la cassure précédente : forme en V, section oblique ( $\times 27$ ).
- 3 — Strie volontaire sur diaphyse de fémur de rongeur actuel effectuée à l'aide d'un scalpel métallique ; on observe un ensemble de traces parallèles effaçant totalement la structure de l'os ( $\times 180$ ).
- 4 — Même légende que photo 3 ( $\times 60$ ).
- 5 — Sur le même fémur, action de raclage avec un instrument métallique ; là encore la structure de l'os est effacée ; des écailles d'os compact se détachent ( $\times 600$ ).
- 6 — Action combinée, grattage et striation ( $\times 600$ ).
- 7 — Vue d'ensemble de la strie de raclage et de striation combinée ( $\times 600$ ).
- 8 — Effet de striation dans une zone où la structure spongieuse de l'os était apparente, montrant l'effacement de cette dernière ; la strie est peu profonde, large ; des petites lamelles et paquets d'os compact subsistent sur les bords ( $\times 180$ ).



1



2



3



4



5



6



7



8

PLANCHE VIII





*Le Comité de Rédaction du Bulletin du Muséum remercie les spécialistes qui ont bien voulu prêter leur concours pour le choix et l'examen critique des manuscrits reçus pour publication dans la section A au cours de l'année 1985 :*

- ALLEN, Milleport Zoological Laboratory, Island of Cumbras, Scotland.
- M. L. BAUCHOT, Laboratoire d'Icthyologie générale et appliquée, MNHN, 43, rue Cuvier, 75005 Paris.
- G. BELLAN, Station Marine d'Eudoume, rue de la Batterie-des-Lions, 13007 Marseille.
- P. BOUCHET, Laboratoire de Biologie des Invertébrés marins et Malacologie, MNHN, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.
- E. R. BRYGOO, Laboratoire des Reptiles et Amphibiens, MNHN, 25, rue Cuvier, 75005 Paris.
- A. CHABAUD, Laboratoire de Zoologie (Vers), MNHN, 61, rue Buffon, 75005 Paris.
- A. CLARK, Department of Zoology, British Museum (Natural History), Cromwell Road, London SW7 5BD, England.
- J. DAGET, Laboratoire d'Icthyologie générale et appliquée, MNHN, 43, rue Cuvier, 75005 Paris.
- A. D'ATTILIO, San Diego Museum of Natural History, Balbos Park, P.O. Box 1390, San Diego CA 92112, USA.
- J. M. DEMANGE, Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), MNHN, 61, rue Buffon, 75005 Paris.
- C. DUPUIS, Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée, MNHN, 45, rue Buffon, 75005 Paris.
- J. C. FISCHER, Institut de Paléontologie, MNHN, 8, rue Buffon, 75005 Paris.
- J. FOREST, Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), MNHN, 61, rue Buffon, 75005 Paris.
- J. J. GEOFFROY, École Normale Supérieure, Laboratoire d'Écologie, 46, rue d'Ulm, 75005 Paris.
- J. C. DAN HARTOG, Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Postbus 9517, 2300 RA Leiden, Netherlands.
- P. J. HAYWARD, Department of Zoology University, College of Swansea, Swansea SA2 8 PP, Wales U.K., England.
- L. B. HOLTHUIS, Rijksmuseum Natuurlijke Historie, Leiden, Netherlands.
- M. JANGOUX, Laboratoire de Biologie marine, Université Libre de Bruxelles, 1050 Bruxelles.
- M. LAMOTTE, École Normale Supérieure, Laboratoire de Zoologie, 46, rue d'Ulm, 75005 Paris.
- M. LEDOYER, Station Marine d'Eudoume, rue de la Batterie-des-Lions, 13007 Marseille.
- C. LÉVI, Laboratoire de Biologie des Invertébrés marins et Malacologie, MNHN, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.
- J. P. LOREAU, Laboratoire de Géologie, MNHN, 43, rue Buffon, 75005 Paris.
- J. P. MAURIÈS, Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), MNHN, 61, rue Buffon, 75005 Paris.
- R. H. MILLAR, Dunstallnage Marine Research Laboratory, Scottish Marine Biological Association, P.O. Box 3, Oban Argyll PA34 4AD, Scotland.
- C. MONNIOT, Laboratoire de Biologie des Invertébrés marins et Malacologie, MNHN, 55, rue Buffon, 75005 Paris.
- G. PASTEUR, Laboratoire de Zoologie, Morphologie et Écologie, USTL, 36060 Montpellier cedex.
- D. L. PAWSON, Smithsonian Institution, Department of Invertebrate, Washington DC, 20560, USA.
- A. J. PETTER, Laboratoire de Zoologie (Vers), MNHN, 61, rue Buffon, 75005 Paris.
- F. PETTER, Laboratoire des Mammifères et Oiseaux, MNHN, 55, rue Buffon ; 75005 Paris.
- J. J. PETTER, Laboratoire d'Écologie générale, MNHN, 4, av. du Petit Château, 91800 Brunoy.
- J. C. QUENTIN, Laboratoire d'Écologie animale et de Zoologie, Université d'Orléans, 45045 Orléans cedex.
- J. E. RANDALL, Division of Ichthyology, Bernice P. Bishop Museum, P.O.B. 19000 A Honolulu, Hawaii 96817.

J. RENAUD-MORNANT, Laboratoire de Zoologie (Vers), MNHN, 61, rue Buffon, 75005 Paris.  
M. RICARD, Laboratoire de Cryptogamie, MNHN, 12, rue Buffon, 75005 Paris.  
F. RIEMANN, Institut für Meeresforschung, D 2850 Bremerhaven, RFA.  
D. ROBINEAU, Laboratoire d'Anatomie Comparée, MNHN, 55, rue Buffon.  
M. VACHON, Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), MNHN, 61, rue Buffon, 75005 Paris.  
VAGO, Laboratoire de Parasitologie, USTL, place Eugène-Bataillon, 34060 Montpellier cedex.  
A. WARÉN, Zoologiska Institutionen, Box 250 59, S 400 31 Göteborg, Suède.  
P. J. P. WHITEHEAD, British Museum (Natural History), Cromwell Road, London SW7 5BD, England.

*Achevé d'imprimer le 28 mars 1986.*

*Le Bulletin du 3<sup>e</sup> trimestre de l'année 1985 a été diffusé le 15 janvier 1986.*

IMPRIMERIE NATIONALE

---

5 564 001 5



## Recommandations aux auteurs

Les articles doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés : de la traduction du titre en anglais, d'un résumé en français et en anglais, de l'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué (en note infrapaginale sur la première page).

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait). Il convient de numérotter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux importants et complexes devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme des figures.

La liste des *références bibliographiques*, à la fin de l'article, devra être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, chaque référence étant indiquée ainsi : auteur, initiales du (ou des) prénom, date, titre d'article ou d'ouvrage (en entier), revue abrégée selon la *World list of Scientific Periodicals*, tome (souligné), numéro (entre parenthèses), deux points, pagination et illustrations.

Les *dessins et cartes* doivent être réalisés à l'encre de chine. Les *photographies* seront le plus nettes possible et tirées sur papier brillant. Tenir compte de la justification du Bulletin : 14,5 cm x 19 cm. L'auteur devra indiquer l'emplacement des figures dans la marge de son manuscrit. Les légendes seront regroupées à la fin du texte sur un feuillet séparé.

*Tirés à part* : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article. Les auteurs peuvent éventuellement commander des tirés à part supplémentaires qui leur seront facturés directement par l'imprimeur.

## MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

*Collection à périodicité irrégulière. Paraît depuis 1935. A partir de 1950, les Mémoires se subdivisent en quatre séries spécialisées : A, Zoologie ; B, Botanique ; C, Sciences de la Terre ; D, Sciences physico-chimique. (Format in-4°).*

### Dernières parutions dans la série A

- T. 114 — BOUCHER (Guy). — Facteurs d'équilibre d'un peuplement de Nématodes des sables sublittoraux. 1980, 83 p., 18 fig., 21 tabl.
- T. 115 — Auteurs multiples (Claude COMBE, coordinateur). — Atlas mondial des Cercaires. 1980, 236 p., fig.
- T. 116 — BETSCH (Jean-Marie). — Éléments pour une monographie des Collemboles Symphypléones (Hexapodes, Aptérygotes). 1980, 229 p., 65 fig.
- T. 117 — ILLG (Paul L.) & DUDLEY (Patricia L.). — The family Ascidicolidae and its subfamilies (Copepoda, Cyclopoida), with descriptions of new species. 1980, 193 p., 62 fig.
- T. 118 — TILLIER (Simon). — Gastéropodes terrestres et fluviatiles de Guyane française. 1980, 190 p., fig. 6 pl.
- T. 119 — GOLVAN (Yves), COMBES (Claude), EUZEBY (Jacques) et SALVAT (Bernard). — Enquête d'épidémiologie écologique sur la schistosomose à *Schistosoma mansoni* en Guadeloupe (Antilles françaises). 1981, 229 p., fig., 3 pl.
- T. 120 — MUÑOZ-CUEVAS (Arturo). — Développement, rudimentation et régression de l'œil chez les Opiliens (Arachnida). Recherches morphologiques, physiologiques et expérimentales. 1981, 117 p., fig., 10 pl.
- T. 121 — HUGOT (Jean-Pierre). — Les Syphaciinae (Oxyuridae) parasites de Sciuridés. Évolution des genres *Sypharineria* et *Syphabulea*. 1981, 64 p., fig.
- T. 122 — FELICE (Suzanne). — Étude anthropologique des quatre squelettes de Kader des monts Anémalé (Inde). 1981, 65 fig.
- T. 123 — Deuxième Symposium sur la spécificité parasitaire des parasites de Vertébrés. 1982, 326 p., fig.
- T. 124 — PAULIAN (Renaud). — Révision des Cératocanthides (Coleoptera, Scarabaeoidea) d'Amérique du Sud. 1982, 110 p., fig., 18 pl.
- T. 125 — MONNIOT (Claude) et MONNIOT (Françoise). — Les Ascidiés antarctiques et subantarctiques : morphologie et biogéographie. 1983, 168 p., 27 fig., 5 tabl., 7 pl.
- T. 126 — CLASTRIER (Jean). — Ceratopogonidae des îles Seychelles (Diptera, Hematocera). 1983, 83 p., 38 fig.
- T. 127 — HOLYAK (D. I.) et THIBAUD (J.-C.). — Contribution à l'étude des oiseaux de Polynésie orientale. 1984, 209 p., 22 fig.
- T. 128 — ROUGEOT (Pierre-Claude). — Missions entomologiques en Éthiopie 1976-1982. Fasc. II. 1984, 93 p., 9 fig., 18 pl.
- T. 129 — LEDOYER (Michel). — Les Gammariens (Crustacea, Amphipoda) des herbiers de phanérogames marines de Nouvelle-Calédonie (région de Nouméa). 1984, 113 p., 48 fig.
- T. 130 — DESCAMPS (Marius). — Revue préliminaire de la tribu des Copiocerini (Orth. Acrididae). 1984, 72 p., 136 fig.
- T. 131 — DUBOIS (Alain). — La nomenclature supragénérique des Amphibiens Anoures. 1984, 64 p., 1 pl.

17 MAI 1886

